ISSN 0181-0642

BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

sciences de la terre

paléontologie

géologie

minéralogie

4e SÉRIE T. 10 1988 N° 3

Juillet-Septembre 1988

BULLETIN
du
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
57, rue Cuvier, 75005 Paris

Directeur : Professeur E. R. Brygoo

Section C : SCIENCES DE LA TERRE

Directeur : L. Ginsburg.
Rédactrice : P. Dupérier.
Comité scientifique : J. Aubouin (Paris), R. G. C. Bathurst (Liverpool), W. H. Berger (La Jolla), Y. Coppens (Paris), B. Cox (Londres), D. S. Cronan (Londres), J. Fabriès (Paris), H. de Lumley (Paris), W. R. Riedel (La Jolla).
Un Comité de rédaction examine tous les manuscrits reçus et nomme des rapporteurs.

Fondé en 1895, le *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle* est devenu à partir de 1907 : *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*. Des travaux originaux relatifs aux diverses disciplines scientifiques représentées au Muséum y sont publiés. Il s'agit essentiellement d'études de Systématique portant sur les collections conservées dans ses laboratoires, mais la revue est également ouverte, depuis 1970 surtout, à des articles portant sur d'autres aspects de la Science : biologie, écologie, etc.

La *1re série* (années 1895 à 1928) comprend un tome par an (t. 1 à 34), divisé chacun en fascicules regroupant divers articles.

La *2e série* (années 1929 à 1970) a la même présentation : un tome (t. 1 à 42), six fascicules par an.

La *3e série* (années 1971 à 1978) est également bimestrielle. Le *Bulletin* est alors divisé en cinq Sections et les articles paraissent par fascicules séparés (sauf pour l'année 1978 où ils ont été regroupés par fascicules bimestriels). Durant ces années chaque fascicule est numéroté à la suite (nos 1 à 522), ainsi qu'à l'intérieur de chaque Section, soit : Zoologie, nos 1 à 356 ; Sciences de la Terre, nos 1 à 70 ; Botanique, nos 1 à 35 ; Écologie générale, nos 1 à 42 ; Sciences physico-chimiques, nos 1 à 19.

La *4e série* débute avec l'année 1979. Le *Bulletin* est divisé en trois Sections : A : Zoologie, biologie et écologie animales ; B : Botanique, biologie et écologie végétales, phytochimie (fusionnée à partir de 1981 avec la revue *Adansonia*) ; C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie. La revue est trimestrielle ; les articles sont regroupés en quatre numéros par an pour chacune des Sections ; un tome annuel réunit les trois Sections.

S'adresser :

— pour les **échanges**, à la Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60.
— pour les **abonnements et achats au numéro**, au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris, tél. 43-31-71-24 ; 43-31-95-60. C.C.P. Paris 9062-62.
— pour tout ce qui concerne la **rédaction**, au Secrétariat du Bulletin, 57, rue Cuvier, 75005 Paris, tél. 45-87-19-17.

Abonnements pour l'année 1988 (Prix h.t.)

Abonnement général : 1575 F.
Section A : Zoologie, biologie et écologie animales : 900 F.
Section B : Botanique, *Adansonia* : 420 F.
Section C : Sciences de la Terre, paléontologie, géologie, minéralogie : 420 F.

Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presse : 1405 AD

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
4e série, **10**, 1988, section C (Sciences de la Terre, Paléontologie, Géologie, Minéralogie), n° 3

SOMMAIRE — *CONTENTS*

J. LAFUSTE et Y. PLUSQUELLEC. — Révision des *Beaumontia* décrits par Milne-Edwards et Haime (Tabulata; Dévonien, Carbonifère) 179

Revision of the Beaumontia *described by Milne-Edwards and Haime (Tabulata; Devonian, Carboniferous).*

M. GAYET. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp., « Salmoniforme » nouveau en provenance d'Aïn-el-Ghârboûr, nouveau gisement cénomanien du Liban 199

Gharbouria libanica *nov. gen., nov. sp., a new « Salmoniforme » from Aïn-el-Ghârboûr, a new cenomanian locality of Lebanon.*

J.-M. DUTUIT. — Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologique et paléoécologique, de *Moghreberia nmachouensis*, Dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain 227

Cranial osteology and its lessons, geological and paleoecological contributions of Moghreberia nmachouensis, *Dicynodont (Reptilia, Therapsida) of the moroccan Upper Triassic.*

H. LELIÈVRE. — Nouveau matériel d'*Antineosteus lehmani* Lelièvre, 1984 (Placoderme, Brachythoraci) et d'Acanthodiens du Dévonien inférieur (Emsien) d'Algérie .. 287

New material of Antineosteus lehmani *Lelièvre, 1984 (Placoderm, Brachythoraci) and of Acanthodians from the lower Devonian (Emsian) of Algeria.*

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section C, n° 3 : 179-197.

Révision des *Beaumontia* décrits par Milne-Edwards et Haime (Tabulata ; Dévonien, Carbonifère)

par Jean LAFUSTE et Yves PLUSQUELLEC

Résumé. — Les types des quatre espèces attribuées par MILNE-EDWARDS et HAIME en 1851 à leur nouveau genre *Beaumontia* ont été revus sous l'angle de la structure et de la microstructure. Cette étude montre que seule l'espèce *laxa* appartient au genre *Beaumontia*; les espèces *venelorum* et *guerangeri* doivent être rapportées au genre *Praemichelinia*, tandis que l'espèce *egertoni* est un représentant du genre *Michelinia* s. str.

Abstract. — A microstructural and structural analysis of the four species assigned in 1851 by MILNE-EDWARDS and HAIME to the new genus *Beaumontia*, shows that only the species *laxa* belongs to this genus. The species *venelorum* and *guerangeri* are to be included in the genus *Praemichelinia*, whereas *egertoni* is a *Michelinia* s. str.

J. LAFUSTE, *Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris, et ER 154 du CNRS.*
Y. PLUSQUELLEC, *Laboratoire de Paléontologie et de Stratigraphie du Paléozoïque, Faculté des Sciences, 6, avenue Le Gorgeu, 29287 Brest cedex, et GRECO 130007 du CNRS.*

Dans le cadre de la révision des espèces anciennes de Tabulata michelinioïdes, nous avons eu la possibilité d'examiner l'ensemble du matériel attribué au genre *Beaumontia* par nos savants prédécesseurs MILNE-EDWARDS et HAIME dans leur ouvrage de 1851 « Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques ».

L'étude du genre *Beaumontia* en tant qu'unité taxonomique n'est pas l'objet essentiel du présent travail. En effet, la position systématique de ce genre parmi les Favositida n'est plus mise en doute depuis les travaux de VAUGHAN (1906) et la révision du génolectotype par WHITE (1971) et LAFUSTE et PLUSQUELLEC (1985).

Notre but est de faire une mise au point sur le chapitre « Beaumontia » de l'ouvrage historique de MILNE-EDWARDS et HAIME, en précisant les caractères internes de « *B.* » *venelorum*, espèce tombée dans l'oubli depuis sa création, et en établissant la constitution microstructurale de cette dernière et de « *B.* » *egertoni*.

Dans un récent travail (LAFUSTE et PLUSQUELLEC, 1985) nous avons proposé de définir les genres de Tabulés michelinioïdes en attribuant à la constitution microstructurale du sclérenchyme mural une place prépondérante dans la hiérarchie des caractères.

Il est apparu ainsi, au Dévonien et au Carbonifère, trois types de microstructure pariétale permettant de définir les unités génériques.

Parmi les formes cérioïdes, *Praemichelinia* Lafuste & Plusquellec, 1980, se caractérise par des lamelles divergentes, *Michelinia* de Koninck, 1841, par des lamelles parallèles et

Turnacipora Lafuste & Plusquellec, 1985, par des microlamelles. Le genre partiellement phacelloïde *Beaumontia* Milne-Edwards & Haime, 1851, possède une paroi microlamellaire.

Si l'on se réfère à la diagnose originale du genre *Beaumontia* (MILNE-EDWARDS et HAIME, 1851 : 216) il apparaît que, pour ces auteurs, les caractères discriminants du genre sont, par ordre d'importance, l'absence de pores muraux (le genre *Beaumontia* est classé dans les Chaetetinae) et la présence de planchers vésiculeux. Il s'ensuit alors que *Beaumontia* est parmi les « Chaetetinae » l'homologue des « *Michelinia* parmi les Favositides à murailles perforées ».

Le genre comporte quatre espèces « *B.* » *venelorum* Milne-Edwards & Haime, 1851, « *B.* » *egertoni* Milne-Edwards & Haime, 1851, *B. laxa* (McCoy, 1849) et « *B.* » *guerangeri* Milne-Edwards & Haime, 1851. Nous avons pu examiner pour chaque espèce les spécimens-types et pour certaines d'entre elles du matériel topotypique de récoltes anciennes; ces investigations conduisent à des réattributions génériques.

Praemichelinia venelorum (Milne-Edwards & Haime, 1851)

(Fig. 1-4; pl. I)

Le type de *Beaumontia venelorum* Milne-Edwards & Haime, longtemps égaré après son examen par LANG, SMITH et THOMAS à la fin des années 30, a été retrouvé par F. TOURNEUR dans les « collections » de M. LECOMPTE à Louvain. Il nous a donc été possible d'étudier ce spécimen ainsi qu'un rare matériel présumé topotypique.

LECTOTYPE : Figuré par MILNE-EDWARDS et HAIME (1851, pl. 16, fig. 6), désigné ici. Spécimen E.M. 15609 coll. DE VERNEUIL, Université Claude-Bernard, Lyon (France). Le ou les spécimens des figures 6a et (ou) 6b sont perdus ou à l'état de fragments de corallites isolés. L'examen des points de colle de la plaquette de carton sur laquelle était fixé le matériel original indique l'existence de seulement deux spécimens, celui de la figure 6 et — d'après une inscription manuscrite tardive au crayon — celui de la figure 6b. Il paraît probable que 6a et 6b correspondent au même fragment de colonie.

LOCUS TYPICUS : « Néhou », Manche, France; probablement anciennes carrières de la Lande du Bois du Parc situées à environ 4 km au WNW de Néhou, feuille Bricquebec 3-4 au 1/25 000e.

STRATUM TYPICUM : Schistes et calcaires de Néhou, barre calcaire II, sommet du Gedinnien inférieur ou base du Gedinnien supérieur.

DESCRIPTION DU LECTOTYPE

Il s'agit d'un fragment de colonie (4,5 × 4,0 × 3,5 mm); toutes les faces sont des cassures, soit le long des murailles soit au niveau des planchers (pl. I, 1, 5, 6). On ne dispose d'aucune donnée sur la forme originelle de la colonie — présumée globuleuse — ni sur la présence ou l'absence d'épithèque.

Cassures et coupes transversales : Les corallites cérioïdes très fortement inégaux montrent des planchers vésiculeux (pl. I, 5, 6) de grande taille et généralement convexes au centre des corallites, plus petits et nettement convexes à la périphérie; la figure 6b de MILNE-EDWARDS et

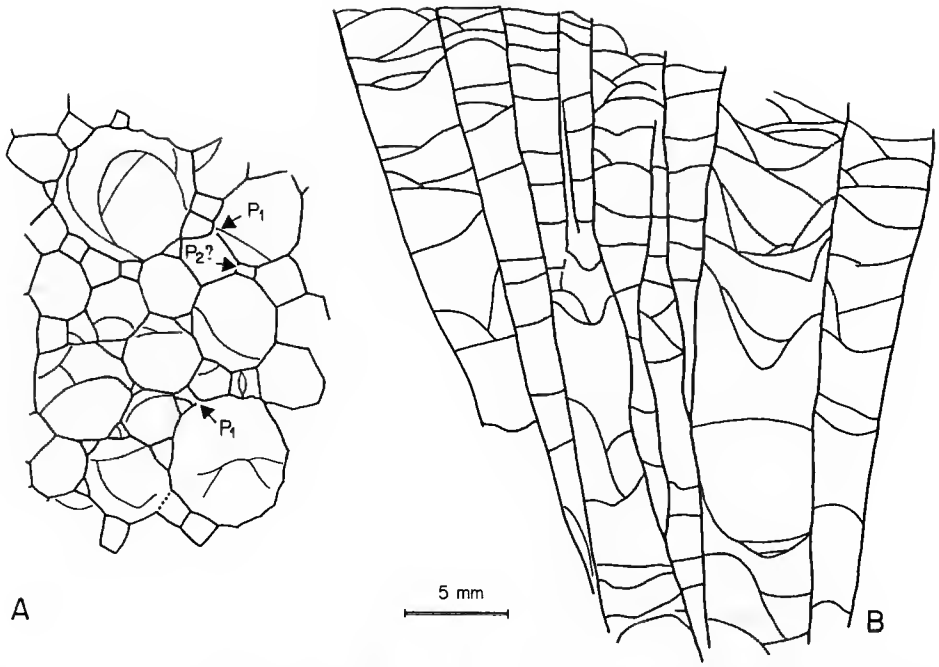


FIG. 1. — *Praemichelinia venelorum* (Milne-Edwards & Haime, 1851), lectotype E.M. 15609, Nèhou, Normandie, Gedinnien : A, coupe transversale (empreinte à l'acétate), rares pores muraux décelables aux angles des corallites (P1), douteux sur les faces (P2?); B, coupe longitudinale (empreinte à l'acétate) correspondant à une zone de croissance immature.

HAIME en donne une image tout à fait fidèle. Sur les coupes transversales (section et empreinte à l'acétate), on peut observer, malgré l'altération très poussée de la muraille, quelques pores situés aux angles des corallites; leur présence sur les faces de ceux-ci est beaucoup plus douteuse (fig. 1 A).

Cassures et coupes longitudinales : Les rides septales ou « stries costales » sont nettement visibles au nombre de quatre à cinq par pan de muraille, plus rarement sept-huit. Il existe aussi de fines stries transversales à convexité distale (cf. fig. 6a de MILNE-EDWARDS et HAIME); elles n'ont pas valeur d'épithèque comme le notent MILNE-EDWARDS et HAIME. Elles sont liées à la croissance et s'observent lorsque l'altération permet la dissociation des corallites.

Une section longitudinale pratiquée dans le lectotype, après moulage préalable, confirme la nature michelinioïde des planchers; toutefois, beaucoup d'entre eux sont complets concaves ou convexes, relativement espacés, et les planchers incomplets sont parfois très inclinés (fig. 1 B).

Une certaine dualité apparaît entre les caractéristiques des planchers observés sur les coupes longitudinales et les nombreuses vésicules qui apparaissent sur la cassure transversale; elle peut être liée à la fragmentation de la colonie au contact d'une zone mature et immature.

Aucun pore mural n'a pu être observé avec certitude sur la section longitudinale ni sur les cassures.

Microstructure : Du fait d'une altération poussée, la muraille n'est pas conservée; elle apparaît en coupe longitudinale et sur les empreintes à l'acétate sous forme d'un vide ténu alternant avec de courtes zones où elle présente l'aspect d'une bande sombre cryptocristalline.

Description des topotypes

Dans l'impossibilité de récolter du matériel topotypique par suite du comblement des carrières de la Lande du Bois du Parc, seules les récoltes anciennes ont pu être exploitées.

La collection de l'École des Mines (coll. de Verneuil ?) conserve deux spécimens déterminés comme *Beaumontia venelorum* et provenant de Néhou. L'un d'eux au moins, E.M. 15610, par ses caractères internes et ses mensurations, semble bien appartenir à l'espèce *venelorum*. De plus, le type de fossilisation est tout à fait semblable, même mode d'altération, même couleur, mêmes points de silicification dans la muraille. Il est très vraisemblable que les deux spécimens proviennent du même niveau.

Topotype E.M. 15610

La colonie globuleuse (environ 80 mm de diamètre) montre une surface altérée se débitant suivant les faces des corallites ou la surface des planchers. Les caractéristiques morphologiques observées sur les cassures longitudinales ou transversales sont identiques à celles du type.

Coupes transversales (lames minces et empreintes à l'acétate) : L'intérêt principal de ces sections est de montrer la présence de pores muraux indubitables aux angles des corallites; ils ne sont pas très fréquents et n'ont pu être observés sur les cassures. Il semble à peu près certain qu'il en existe également sur les faces des corallites (fig. 2).

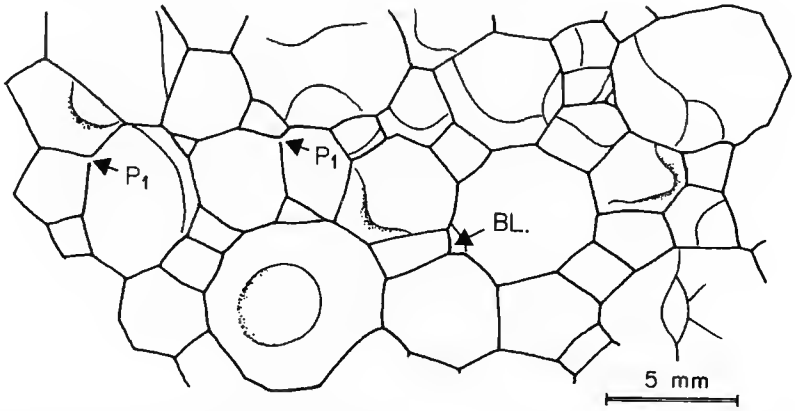


Fig. 2. — *Praemichelinia venelorum* (Milne-Edwards & Haime, 1851), topotype, E.M. 15610, Néhou, Normandie, Gedinnien : coupe transversale (empreinte à l'acétate). Noter la présence de pores aux angles des corallites (P1) et d'un angle rentrant, indice de bourgeonnement latéral (BL).

Coupes longitudinales : Une lame taillée sur toute la hauteur de la colonie montre une zone immature épaisse à nombreux planchers complets et à planchers incomplets, souvent fortement inclinés : le passage à une zone mature étroite et très vésiculeuse se fait assez brutalement ; localement une surface de nécrose la surmonte (fig. 3).

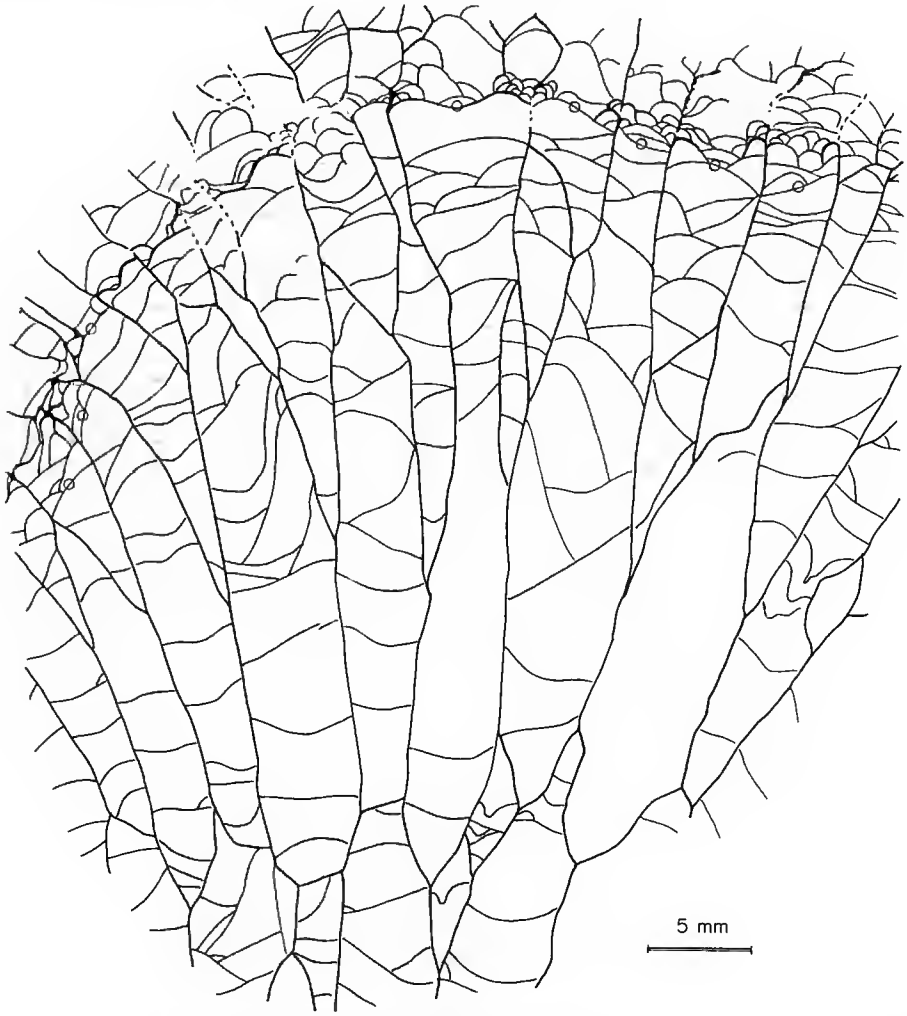


FIG. 3. — *Praemichelinia venelorum* (Milne-Edwards & Haime, 1851), topotype, E.M. 15610 : coupe longitudinale (lame mince), la limite entre la zone immature (très développée) et la zone mature (très réduite) est indiquée par des cercles.

Microstructure : Quelques zones internes de la colonie ont échappé à l'altération et permettent d'observer les caractéristiques microstructurales de la muraille. Malgré une conservation assez médiocre, les lames d'épaisseur pétrographique et les lames ultra-minces à

faces polies montrent la nature granulaire de la lame médiane et — en tous points du squelette — les lamelles obliques à divergence distale qui constituent l'une des caractéristiques du genre *Praemichelinia* (fig. 4; pl. I, 7).

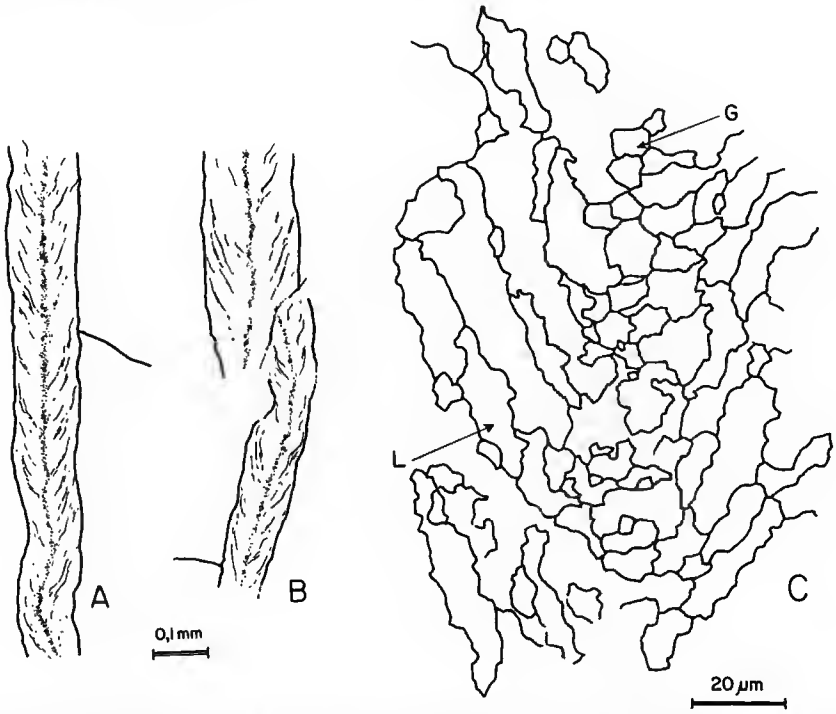


FIG. 4. — *Praemichelinia venelorum* (Milne-Edwards & Haime, 1851), topotype, E.M. 15610 : A et B, aspect de la microstructure à faible grossissement en coupe longitudinale (A, lame à faces polies, E.M. 15610-E; B, lame à faces polies, E.M. 15610-A); C, coupe longitudinale montrant les lamelles divergentes (L) et la lame médiane granulaire (G) (lame à faces polies, E.M. 15610-E).

SPÉCIMEN E.M. 15611 : TOPOTYPE? OU *Praemichelinia* sp.

Provenant également de Néhou, ce spécimen à corallites de très grande taille, à pores muraux localisés sur les faces et aux angles des corallites montre, en coupe longitudinale, une zone mature fortement vésiculeuse et très épaisse, parfaitement différenciée de la zone immature qui lui succède.

La microstructure pariétale bien conservée est du type à lamelles divergentes et permet d'attribuer la colonie au genre *Praemichelinia*.

MENSURATIONS

Les mensurations disponibles concernant le diamètre des corallites et l'espacement des planchers sont données sous forme de tableaux.

La comparaison du diamètre des corallites, classe par classe, pour le lectotype et le topotype E.M. 15610 montre que ce dernier possède des corallites de taille légèrement supérieure et que — excepté pour la classe 6-7 pans de muraille — les intervalles de confiance de la moyenne se chevauchent (tabl. I).

TABLEAU I. — *Praemichelinia venelorum*, diamètre des corallites par classes de taille définies par le nombre de pans de muraille. Pour chaque spécimen on donne successivement la moyenne, l'écart-type, l'intervalle de confiance de la moyenne et le nombre de mesures. (Mesures en mm.)

RÉFÉRENCE DES SPÉCIMENS	NOMBRE DE PANS DE MURAILLE				
	3	4-5	6-7	8-9	⩾ 10
Lectotype E.M. 15609	1,32 0,206 0,99-1,65 4	2,31 0,410 2,16-2,46 31	3,23 0,564 3,02-3,44 29	4,13 0,445 3,89-4,37 16	5,42 0,974 4,90-5,94 16
Topotype E.M. 15610		2,83 0,609 2,40-3,26 10	3,82 0,488 3,51-4,13 12	4,90 0,848 4,01-5,79 6	5,92 0,581 5,60-6,24 15
Topotype? ou *Praemichelinia* sp. E.M. 15611	1,98 0,349 1,55-2,41 5	3,59 0,666 3,24-3,94 16	5,02 0,736 4,41-5,63 8	5,91 0,863 5,11-6,71 7	8,46 0,839 7,90-9,02 11

TABLEAU II. — *Praemichelinia venelorum*, espacement des planchers mesuré le long d'une ligne passant par l'axe apparent des corallites (mesures axiales) ou le long de la muraille (mesures latérales). L'espacement moyen est calculé corallite par corallite et le tableau ci-dessous donne successivement la sur-moyenne pour chaque colonie, l'écart-type, l'intervalle de confiance de la moyenne et le nombre de mesures. (Mesures en mm.)

RÉFÉRENCE DES SPÉCIMENS	ZONE IMMATURE		ZONE MATURE	
	mesures axiales	mesures latérales	mesures axiales	mesures latérales
Lectotype E.M. 15609	1,98 0,414 1,77-2,19 17	2,07 0,352 1,89-2,25 17		
Topotype E.M. 15610	2,04 0,589 1,79-2,29 23	2,01 0,684 1,81-2,39 23	0,46 0,078 0,39-0,53 7	0,56 0,260 0,29-0,83 6
Topotype? ou *Praemichelinia* sp. E.M. 15611	1,51 0,148 1,36-1,66 6	1,48 0,222 1,25-1,71 6	0,68 0,184 0,42-0,94 4	0,83 0,041 0,77-0,89 4

En ce qui concerne l'espacement des planchers il semble que la coupe pratiquée dans le lectotype appartienne à la seule zone de croissance dite immature (planchers espacés, rarement vésiculeux devenant progressivement un peu plus rapprochés, muraille mince). Cette séquence correspond à la totalité de la zone immature qui a pu être délimitée chez le topotype E.M. 15610 (tabl. II).

Dans ces conditions, la remarquable identité des moyennes obtenues pour l'espacement des planchers en zone immature est tout à fait significative et peut confirmer la conspécificité des deux spécimens suggérée par le diamètre des corallites.

Le spécimen E.M. 15611, quant à lui, possède des corallites nettement plus grands que ceux des deux autres colonies et montre une différence moins marquée entre l'espacement des planchers en zones mature et immature. En l'absence d'une étude statistique portant sur un abondant matériel topotypique, il est difficile de se prononcer sur la signification des données biométriques concernant ce spécimen. Il peut s'agir d'un écotype de *venelorum* ou d'une espèce différente.

Attribution générique et affinité spécifique de « *B.* » *venelorum*

Si l'on admet la conspécificité du lectotype de « *B.* » *venelorum* et du spécimen E.M. 15610, la forme de Normandie doit être attribuée au genre *Praemichelinia* Lafuste & Plusquellec, 1980. Elle paraît relativement proche de *Praemichelinia guerangeri cryptospinosa* Lafuste & Plusquellec, 1980, et s'en différencierait surtout par la présence de corallites à plus fort diamètre et à très nombreux pans de muraille.

Position stratigraphique

Les célèbres carrières de la Lande du Bois du Parc en pleine exploitation vers 1860 — période d'activité de de Verneuil — peuvent être historiquement considérées comme la localité-type des Schistes et calcaires de Néhou. Elles ont livré de très nombreux fossiles et il est tout à fait vraisemblable que « *B.* » *venelorum* en provienne.

Dans un récent travail M. Pourreau (1983) apporte des précisions sur la lithostratigraphie de la Formation de Néhou. Elle comporte trois masses calcaires principales d'inégale puissance, une masse inférieure ou « dalle calcaire à Stromatolithes » (Poncet, 1968), une masse médiane à Polypiers et Stromatoporoïdes et une masse supérieure de calcaires à Tentaculites qui paraît dépourvue de Coraux.

Praemichelinia venelorum semble donc ne pouvoir provenir que de la deuxième barre calcaire et on notera à ce propos que le niveau à Polypiers existait dans les carrières de La Lande du Bois du Parc, J. Poncet ayant récolté à l'emplacement des exploitations actuellement comblées des blocs à *Favosites* et *Thamnopora*. Par ailleurs, un argument faciétal vient corroborer cette hypothèse : un niveau oolithique est signalé par M. Pourreau dans la partie basale de la barre calcaire II et l'on trouve quelques oolithes dans le remplissage du spécimen E.M. 15610.

Du point de vue chronostratigraphique le niveau à Polypiers n'a livré de Conodontes que dans sa partie basale ; il s'agit de *Spathognathodus wurmi* et de *Icriodus postwoschmidti*, forme

réputée caractéristique du Gedinnien inférieur. M. POURREAU place la limite Gedinnien inférieur-Gedinnien supérieur au tiers inférieur de la deuxième barre calcaire.

Praemichelinia venelorum serait donc une forme soit du Gedinnien inférieur terminal soit du Gedinnien supérieur basal.

Michelinia egertoni (Milne-Edwards & Haime, 1851)
(Fig. 5-8; pl. II)

Lors d'une étude récente de « *B.* » *egertoni*, basée sur l'holotype et sur du matériel stratotypique, D. E. WHITE (1971) proposait l'attribution systématique suivante : *Michelinia* (*Protomichelinia*) *glomerata egertoni* (Milne-Edwards & Haime).

En l'absence de toute donnée sur la microstructure de l'holotype, il s'avérait nécessaire d'examiner à nouveau ce spécimen. Ce travail a pu être réalisé grâce à la compréhension de D. E. WHITE, responsable des collections du British Geological Survey, qui a permis que l'on y taille des lames minces.

HOLOTYPE : Figuré par MILNE-EDWARDS et HAIME (1852, pl. 45, fig. 1). BGS Geol. Soc. Coll. 5502, British Geological Survey, Nottingham (G.B.) coll. P. EGERTON. *Remarque* : l'échantillon BGS 5502, répertorié sur les anciens registres du Service géologique comme étant le spécimen figuré, n'offre que de vagues ressemblances avec son image lithographiée. S. SMITH (1942 ; 340) soulève le problème et note : « The drawing, however does not agree with the specimen in the form of the corallite cluster, yet certain details faithfully reproduced leave no doubt as to the identity of the type. Either the specimen, as it now exists, is only part of the original or... the artist has drawn freely upon his imagination (there are several cases of this in the Monograph of British Fossil Corals)... there is another specimen (Geol. Soc. Coll. 5503). This may be part of 5502, but at time of writing this is not accessible. » Nous avons pu examiner la colonie 5503; elle ne correspond pas à la partie supposée manquante. En l'absence d'arguments déterminants nous admettrons avec les géologues britanniques que BGS 5502 fait office de type pour « *B.* » *egertoni*.

LOCUS TYPICUS : Sracrapagh, County Fermanagh, Irlande du Nord. *Remarque* : d'après D. E. WHITE (1971 : 163) : « According to Dr J. J. Jackson, National Museum of Ireland, Dublin, this locality is a distortion of Sruh Croppa which is the name of a river flowing northwards from the Cuilcagh Mountains. »

STRATUM TYPICUM : Yoredale Shale, sous-zone P_{1b} (D_2), Viséen supérieur.

DESCRIPTION DE L'HOLOTYPE

Morphologie et structure : Corallum cérioïde de grande taille (150 × 70 × 50 mm); la colonie incomplète ne permet pas de se prononcer sur la présence ou l'absence d'épithèque. Les cassures le long de la muraille montrent de fines stries de croissance convexes comme chez la plupart des Tabulés et des rides septales au nombre de cinq à sept par pan de muraille. Les coupes transversales et longitudinales (lames minces anciennes et sections polies) révèlent la présence de nombreux pores muraux aux angles de corallites (fig. 5-6); les pores situés sur leurs faces sont très rares ou absents et n'ont pas été observés en lames minces. Localement les

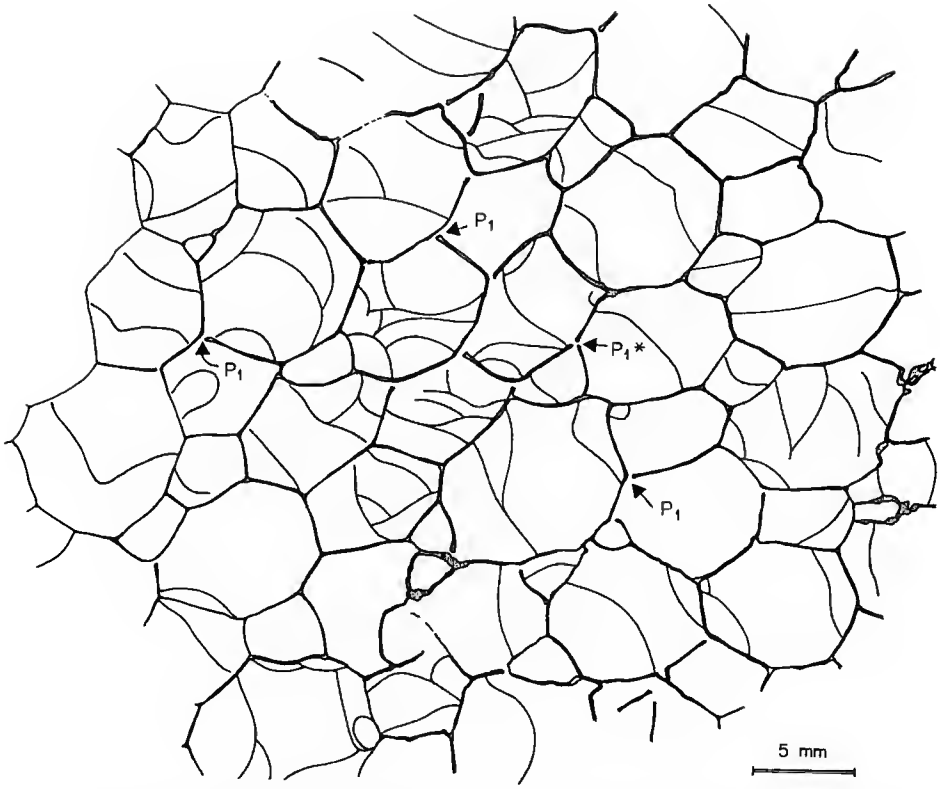


FIG. 5. — *Michelinia egertoni* (Milne-Edwards & Haime, 1851), holotype, BGS Geol. Soc. Coll. 5502, Sruh Croppa, Irlande, Viséen : coupe transversale (section polie), pores situés aux angles des corallites (P1) ; remarquer en P1* un pore exceptionnel faisant communiquer 3 corallites.

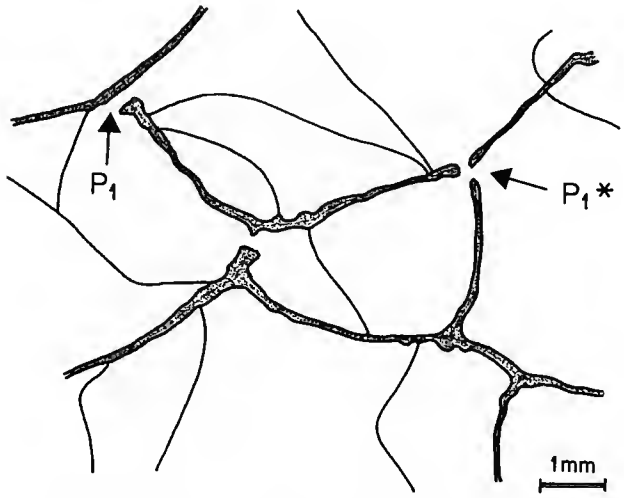


FIG. 6. — *Michelinia egertoni*, holotype : coupe transversale montrant à fort grossissement le pore P1* de la figure précédente.

murailles sont fortement onduleuses, déterminant en coupe longitudinale des figures qui rappellent les annélations de *Ohiopora cylindrica* (Michelin, 1847). Les planchers sont souvent complets, généralement convexes, ou incomplets et faiblement vésiculeux ; il n'y a pas de planchers périphériques en arc-boutant (fig. 7).

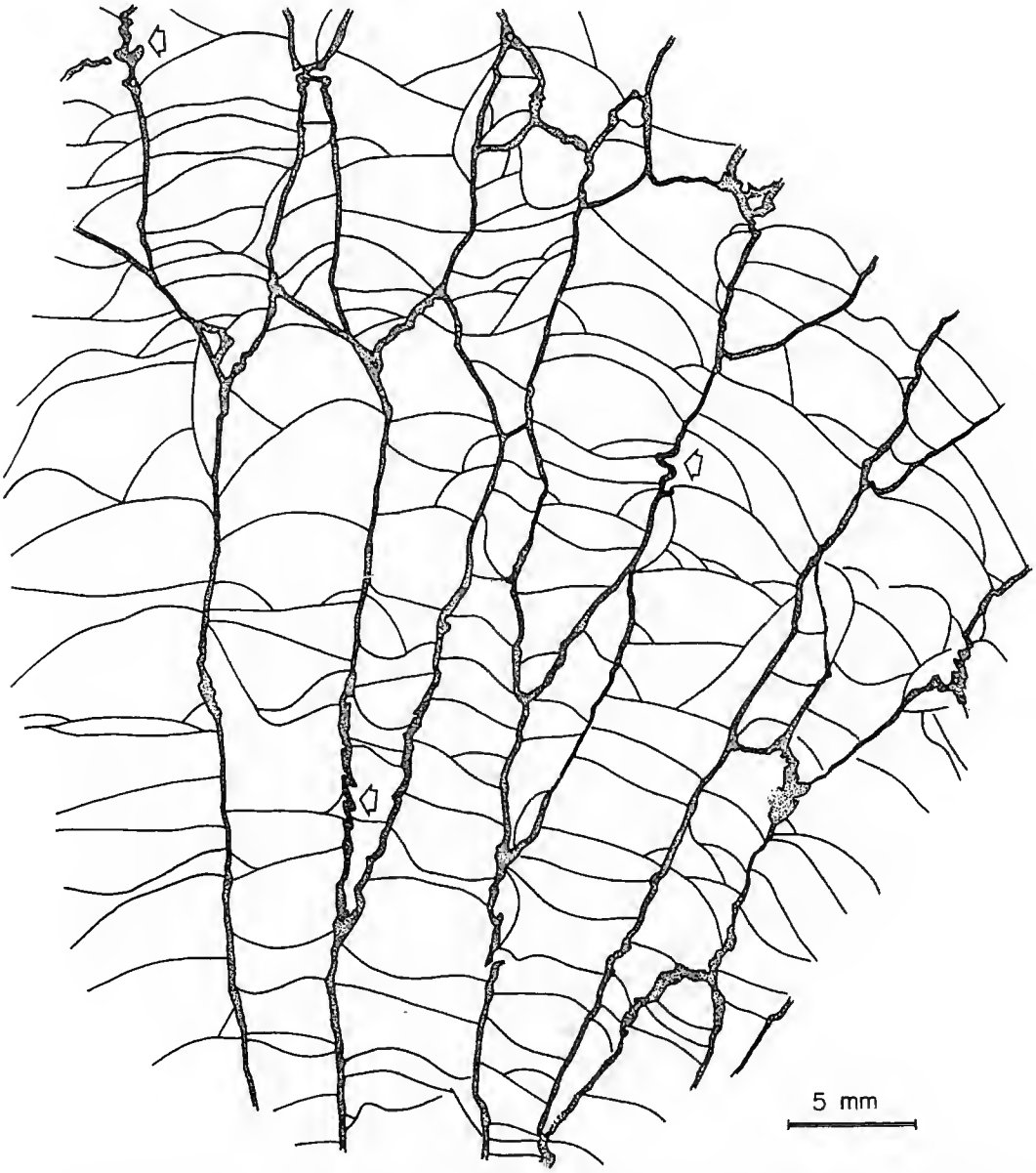


FIG. 7. — *Michelinia egertoni*, holotype : coupe longitudinale, lame mince PF 2533. Remarquer, localement, les ondulations de la muraille (flèches) qui rappellent certains aspects de celle de *Ohiopora* Lafuste & Plusquellec, 1987.

Microstructure : Des lames minces à faces polies taillées dans le type montrent la bonne conservation de la microstructure pariétale. La lame médiane, constituée de granules d'environ 7 à 10 µm de diamètre, est flanquée de stéréoplasme constitué de lamelles dont la disposition est globalement parallèle à la structure axiale. Les lamelles dessinent néanmoins des ondulations plus accentuées que les courbures de la surface de la muraille qu'elles déterminent (fig. 8 A). Ces ondulations sont dues non pas tant à la morphologie des lamelles qu'à de brusques modifications de leur inclinaison.

A fort grossissement, les lamelles présentent sur les sections perpendiculaires à leur aplatissement un contour irrégulier dû à la présence de cupules dont la concavité est typiquement dirigée vers le lumen du corallite (fig. 8 B). Leur plus grand diamètre est de l'ordre de 40 µm et leur épaisseur d'environ 5 µm.

Quelques épines apparaissent dans le sclérenchyme de la paroi ; elles ne font que très faiblement saillie sur la face interne de la muraille et les lamelles se rebroussent à leur contact.

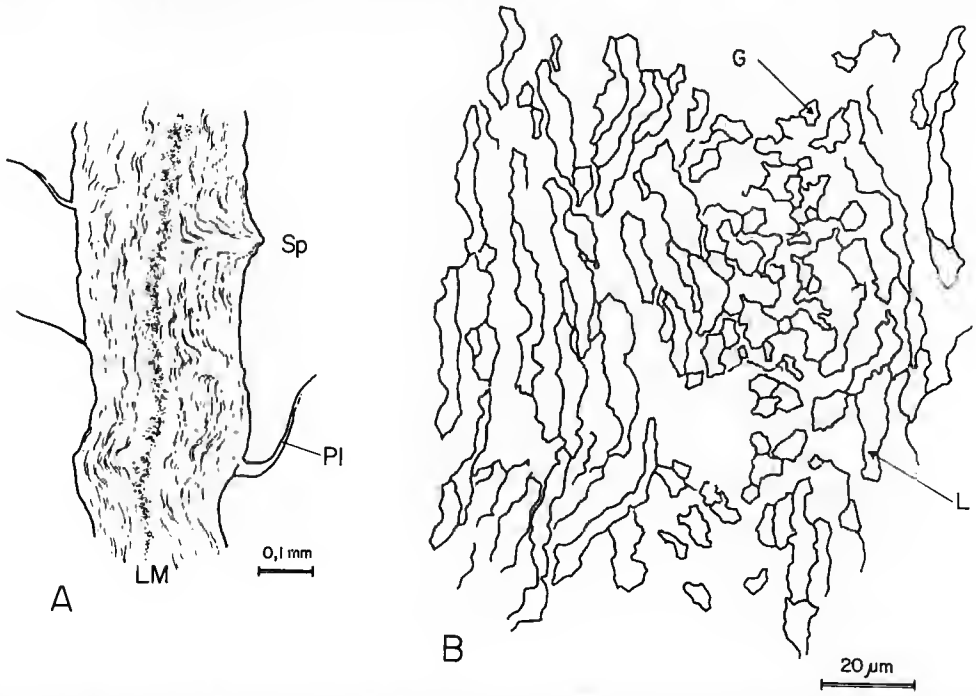


FIG. 8. — *Michelinia egertoni*, holotype : A, aspect de la microstructure à faible grossissement en coupe longitudinale, noter le rebroussement des lamelles sur les épines (Sp), la lame médiane (LM) et les planchers (Pl) (lame « LFP » BGS PF 5780) ; B, morphologie et disposition des lamelles de la stéréozone (L) et des granules de la lame médiane (G) (lame « LFP » BGS PF 5781).

MENSURATIONS

Les mensurations ne seront données ici qu'à titre indicatif ; une étude biométrique portant sur un abondant matériel stratotypique se trouvant dans le travail malheureusement inédit de D. E. WHITE (1971).

Diamètres des corallites

— corallites à 6-7 pans de muraille : $\bar{X}$ = 5,96 mm $\bar{X} \pm$ tsm 5,22-6,71 mm
— corallites à 8-9 pans de muraille : $\bar{X}$ = 6,84 mm $\bar{X} \pm$ tsm 6,47-7,22 mm
— diamètre maximum observé : 7,8 mm pour un corallite à 11 pans de muraille.

Espacement des planchers

A l'exception d'une petite zone où les planchers sont plus serrés (espacement moyen aux environs de 1,0-1,2 mm), la colonie correspond principalement à une zone de croissance de type immature.

Espacement (mesures axiales) portant sur sept corallites : $\bar{X}$ 1,80 mm $\bar{X} \pm$ tsm 1,51-2,09 mm ; mesures latérales portant sur les mêmes individus : $\bar{X}$ 1,78 mm $\bar{X} \pm$ tsm 1,60-1,96 mm.

Remarques sur les topotypes

Il semble que Sir P. Egerton ait fait don, en plus du type, de deux autres spécimens provenant de la même localité (D. E. White, communication personnelle) : BGS Geol. Soc. Coll. 5503 et BGS GSM 32326.

Le premier d'entre eux (BGS 5503), très bien conservé, offre une microstructure à lamelles de type *Michelinia*, des pores muraux nombreux aux angles des corallites souvent obstrués par des diaphragmes, de très rares pores sur les faces, une muraille localement onduleuse à épines de petite taille et des planchers complets et faiblement convexes bien plus abondants que les éléments vésiculeux. Malgré l'absence ou la rareté de corallites de grande taille à huit-neuf pans de muraille et le diamètre plus faible des corallites à sept côtés (5,86 contre 6,40), le spécimen GSC 5503 paraît bien appartenir à *M. egertoni*.

Le spécimen GSM 32326, petite colonie à grands corallites d'au moins 7 mm de diamètre, présente une microstructure à lamelles parallèles à la lame médiane. Il peut également être attribué à *M. egertoni*.

Attribution générique et affinités spécifiques

De par son type de microstructure pariétale, le Tabulé michelinioïde « *B.* » *egertoni* doit être attribué au genre *Michelinia* s.s. qui se différencie de *Praemichelinia* par la disposition de ses lamelles globalement parallèles à la lame médiane.

L'attribution générique de D. E. White (1971) se trouve ainsi confirmée bien qu'à l'époque de son étude la définition du genre *Michelinia* ne prenait pas en compte les caractéristiques microstructurales de la muraille.

Par contre, *M. egertoni* ne saurait appartenir au sous-genre *Protomichelinia*. En effet, bien que ce taxon ne possède pas de planchers périphériques en arc-boutant, sa microstructure de nature fibreuse le différencie tout à fait de *Michelinia* s.s. (Lafuste et Plusquellec, 1985).

Beaumontia laxa (McCoy, 1849)

L'étude par nous-mêmes (LAFUSTE et PLUSQUELLEC, 1985) de la microstructure et de la structure de cette forme, espèce-type du genre *Beaumontia* (cf. LANG, SMITH et THOMAS, 1940 : 26), a révélé la nature microlamellaire de la muraille de ce genre partiellement phacelloïde.

Les pores muraux semblent présents à la fois sur les faces et les arêtes des corallites; D. E. WHITE (1971), qui a également examiné le lectotype, pense que les pores muraux sont « possibly confined to wall junctions ».

Praemichelinia guerangeri guerangeri (Milne-Edwards & Haime, 1851)

L'holotype de *Beaumontia*? *guerangeri*, espèce-type du genre *Praemichelinia* Lafuste & Plusquellec, 1980, a fait l'objet d'une étude détaillée tant sur le plan de l'architecture du squelette que sur celui de sa microstructure. Il n'est pas nécessaire de reprendre ce travail point par point. Rappelons la présence incontestable de pores muraux situés sur les faces et aux angles des corallites, et la nature lamellaire de la muraille, les lamelles étant disposées obliquement par rapport à la lame médiane. Ce dernier caractère permet de distinguer le genre *Praemichelinia* du genre *Michelinia* s.s.

CONCLUSIONS

Les résultats apportés par l'étude structurale et microstructurale des quatre espèces attribuées par MILNE-EDWARDS et HAIME à leur genre *Beaumontia* confirme la monospécificité de celui-ci; ils permettent sur la base d'arguments microstructuraux l'attribution de « *B.* » *egertoni* au genre *Michelinia* et de « *B.* » *guerangeri* et « *B.* » *venelorum* au genre *Praemichelinia*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

KONINCK, L. D. DE, 1841. — Description des animaux fossiles qui se trouvent dans les terrains carbonifères de Belgique. Liège chez H. Dessain, p. 1-48, pl. A-D.

LAFUSTE, J., et Y. PLUSQUELLEC, 1980. — Les Polypiers — Tabulata. *In* : Les Schistes et calcaires de l'Armorique (Dévonien inférieur, Massif Armoricain). Sédimentologie, Paléontologie, Stratigraphie. (Y. PLUSQUELLEC coord.) *Mém. Soc. géol. minér. Bretagne*, Rennes, **23** : 143-173, fig. 25-51, pl. 20-22.

LAFUSTE J., et Y. PLUSQUELLEC, 1985. — Structure et microstructure de quelques Micheliniidae et Michelinimorphes (Tabulata paléozoïques). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **7**, Section C, (1) : 13-55, 32 fig., pl. I-IV.

LAFUSTE, J., et Y. PLUSQUELLEC, 1987. — Structure et microstructure de *Favosites cylindrica* Michelin 1847, espèce-type de *Ohiopora* n. gen. (Tabulata, Dévonien). *Can. J. Earth Sci.*, Ottawa, **24** : 1465-1477, fig. 1-8, pl. I-II.

LANG, W. D., S. SMITH et H. D. THOMAS, 1940. — Index of paleozoic coral genera. British Museum, London, 231 p.

MCCOY F., 1849. — On some new genera and species of Palaeozoic Corals and Foraminifera. *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, **3** (2) : 1-20, 119-136.

MILNE-EDWARDS, H., et J. HAIME, 1850-1853. — A Monograph of the British Fossil Corals. *Palaeontogr. Soc.* (*Monogr.*), London, p. i-lxxxv, 1-299, pl. I-LXII.

MILNE-EDWARDS, H., et J. HAIME, 1851. — Monographie des Polypiers fossiles des terrains paléozoïques. *Archs Mus. Hist. nat., Paris,* **5** : 1-502, pl. 1-20.

PONCET, J., 1968. — Contribution à l'étude sédimentologique et stratigraphique du Dévonien de basse-Normandie. Thèse État, Caen (inédit), 367 p., 91 fig.

POURREAU, M., 1983. — Apport des Conodontes dans la stratigraphie du Dévonien armoricain (Cotentin) et ardennais (Avesnois). Thèse 3e cycle, Caen (inédit), 204 p., 110 fig., pl. I-II.

SMITH, S., 1942. — A high Visean Fauna from the vicinity of Yate, Gloucestershire; with special reference to the Corals and to a Goniatite. *Proc. nat. Soc. Bristol*, Bristol, 4, **9** (3) : 335-348, fig. 7.

VAUGHAN, A., 1906. — The Carboniferous Limestone Series (Avonian) of the Avon Gorge. *Proc. nat. Soc. Bristol*, Bristol, 4, **1** (2) : 74-168, pl. I-XVI.

WHITE, D. E., 1971. — Revision of the Carboniferous Favositidae of Britain and Belgium. Ph. D., London (inédit), 312 p., 19 fig., pl. 1-33.

PLANCHE I

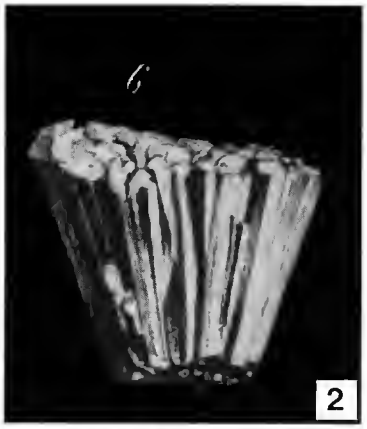
Praemichelinia venelorum (Milne-Edwards & Haime, 1851), Néhou, Normandie, Gedinnien.

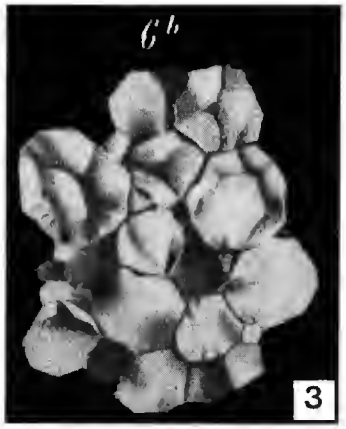
1 — Lectotype E.M. 15609, fragment de colonie débité suivant les cassures longitudinales (× 1).

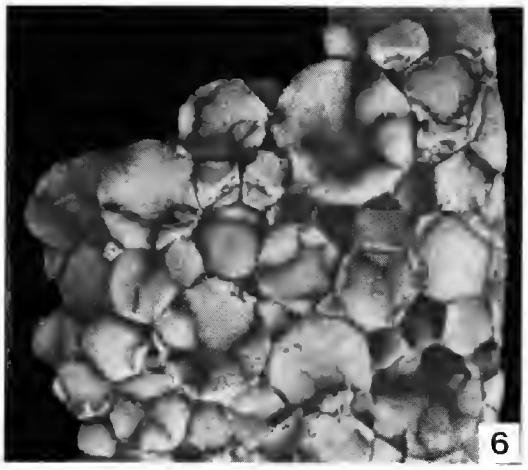
2-4 — Fac-similé des figures de MILNE-EDWARDS et HAIMES, 1851, pl. 16, fig. 6, 6a et 6b (clichés L. MERLETTE) : 2, lectotype, remarquer l'inversion droite-gauche due au procédé lithographique (× 1); 3 et 4, fragment de colonie détruit ou perdu; la cassure transversale montre clairement les planchers vésiculeux de « quelques calices grossis », la cassure longitudinale, les stries de croissance et les rides septales (« un peu grossi »).

5 et 6 — Lectotype, aspect des cassures transversales; les planchers ont exactement la même organisation que ceux représentés figure 3 (× 3).

7 — Topotype E.M. 15610, coupe longitudinale dans la muraille montrant la lame médiane granuleuse et les lamelles obliques de la stéréozone; lame à faces polies E.M. 15610E (× 480) (voir figure C).







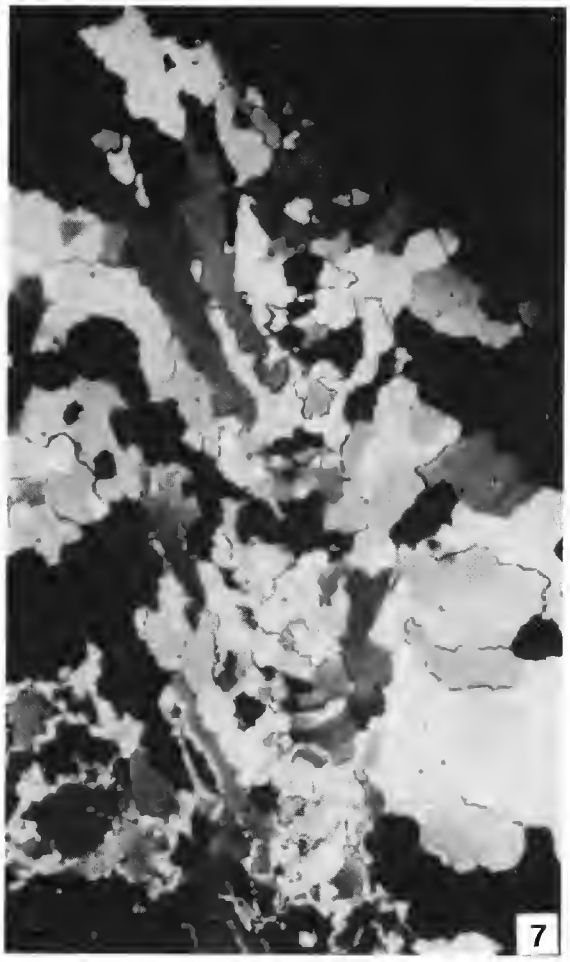


PLANCHE I

PLANCHE II

Michelinia egertoni (Milne-Edwards & Haime, 1851), holotype, Sracrapagh, County Fermanagh, Irlande du Nord, Viséen supérieur.

1 et 2 — Microstructure de la muraille, lames à faces polies : 1, coupe sub-longitudinale montrant l'inclinaison variable des lamelles de la stéréozone sur la lame médiane granuleuse (lame BGS PF 5781 lumière polarisée) (× 350); 2, coupe transversale, le mode de préservation — malgré son aspect banal — permet ici d'observer les lamelles en lumière dite naturelle (lame BGS PF 5783) (× 350).

3 — Morphologie de l'holotype, BGS Geol. Soc. Coll. 5502 (× 0,85).

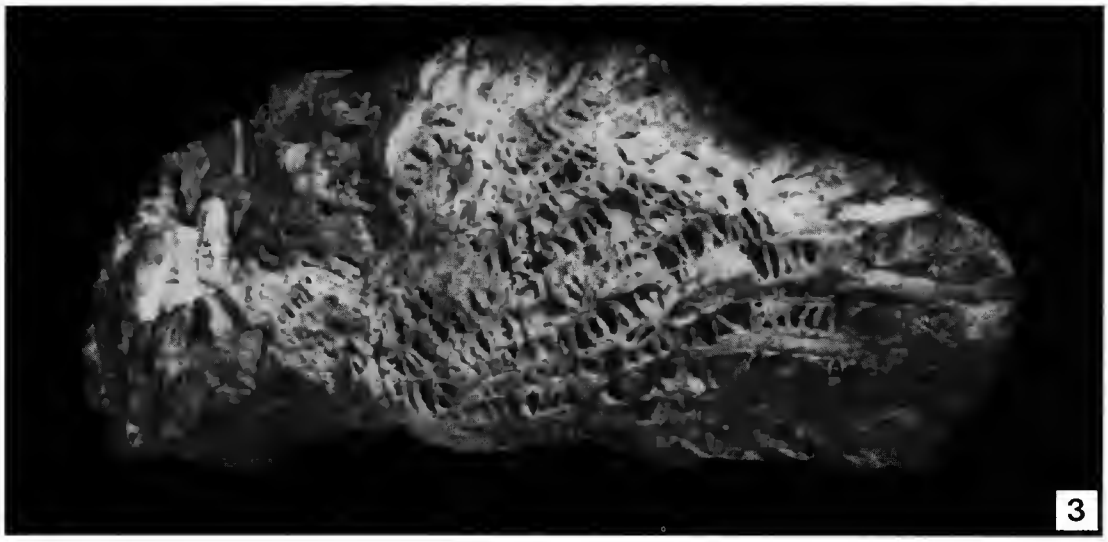


PLANCHE II

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section C, n° 3 : 199-225.

Gharbouria libanica nov. gen., nov. sp., « Salmoniforme » nouveau en provenance d'Aïn-el-Ghârboûr, nouveau gisement cénomanien du Liban

par Mireille GAYET

Résumé. — Un Téléostéen nouveau, *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp., provenant d'Aïn-el-Ghârboûr, nouvelle localité cénomanienne du Liban, est décrit. Il montre d'évidentes relations phylogénétiques avec les « Salmoniformes », groupe paraphylétique comprenant les Argentinoidei, les Osmeroidei, les Galaxioidei et les Salmonoidei, mais sans pouvoir être attribué à une famille ou à un sous-ordre quelconque au sein de cet « ordre ». Les relations phylogénétiques avec *Gaudryella gaudryi* (Pictet & Humbert, 1866), *Ginsburgia* (= *Humbertia*) *operta* (Patterson, 1970) du Cénomanien du Liban et avec *Barcarenichthys joneti* Gayet, 1988, du Cénomanien du Portugal, sont analysées. Plus proche de *Gaudryella* dont il partage quelques caractères spécialisés, il reste cependant un « Salmoniforme » *incertae sedis*.

Abstract. — A new Teleost, *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp., is described from Aïn-el-Ghârboûr, a cenomanian locality newly discovered in Lebanon. It shows clear relationships with the « Salmoniformes », paraphyletic group including the Argentinoidei, the Osmeroidei, the Galaxioidei and the Salmonoidei, but cannot as yet, being assigned to any of the known families or suborders within this order. The relationships with *Gaudryella gaudryi* (Pictet & Humbert, 1866) and *Ginsburgia* (= *Humbertia*) *operta* (Patterson, 1970) from the Cenomanian of Lebanon, and with *Barcarenichthys joneti* Gayet, 1988, from the Cenomanian of Portugal are analyzed. Closer to *Gaudryella* with which it shares some specialized characters, it is classified along with this genus as "Salmoniform" *incertae sedis*.

M. GAYET, *UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

En 1974, lors d'une de mes dernières missions de terrain au Liban, I. A. KAFESCIOGLU, alors professeur au Département de Géologie de l'Université Américaine de Beyrouth, me faisait parvenir quatre spécimens d'un même petit poisson, provenant d'une localité libanaise appelée Aïn-el-Ghârboûr, située au sud de Zeitoun dans les Monts Liban.

En raison de la conjoncture politique, aucune fouille n'a pu être entreprise depuis cette date, et il est hélas peu probable qu'une quelconque mission puisse être réalisée prochainement. Il est par ailleurs à peu près certain, d'après les renseignements donnés par I. A. KAFESCIOGLU, que ce gisement ne présente pas la richesse des gisements classiques de Hakel et de Hadjula, dont il a le même âge, Cénomanien supérieur.

Les spécimens sont conservés dans un calcaire beige rosé qui se débite en fines plaquettes, intercalées parfois par des lits siliceux très fins. Le matériel a été inclus dans de la résine

polyester et préparé à l'acide acétique selon la méthode de TOOMBS & RIXON (1950). Aucune microfaune n'a pu être repérée dans la gangue calcaire.

REMARQUE SUR LA VALIDITÉ DU NOM *Humbertia* Patterson 1970 : En 1970, PATTERSON décrivait en provenance du Cénomanien moyen de Hakel et de Hadjula au Liban, un petit Téléostéen Salmoniforme qu'il nommait *Humbertia operta*. Or, DE BEAUMONT avait décrit en 1965, sous ce même nom générique, deux espèces de Carnivore Viverravinae (*Humbertia angustidens* et *Humbertia helvetica*). *Humbertia operta* sera donc reconnue sous le nom générique de *Ginsburgia operta* (Patterson) en remerciement à L. GINSBURG, paléontologue, qui m'avait signalé cette synonymie.

SYSTÉMATIQUE

Division des TELEOSTEI (*sensu* Nelson, 1969)
Cohorte des EUTELEOSTEI (Greenwood *et al.*, 1967)
Super-ordre des PROTACANTHOPTERYGII (Greenwood *et al.*, 1967)
Ordre des « SALMONIFORMES » (ordre paraphylétique)
Sous-ordre et famille *incertae sedis*

Genre **GHARBOURIA** nov.

DIAGNOSE : Petit Salmoniforme proche de *Gaudryella* dont il diffère par la série infraorbitaire complète sans fusion des deux derniers infraorbitaux, le métaptérygoïde non réduit, la formule vertébrale avec 38-39 vertèbres (24-25 + 14), tous les arcs neuraux et hémaux autogènes, le stylet osseux soudé à la ceinture pelvienne, le nombre réduit (4) d'axonostes proximaux pelviens, l'épine neurale de la deuxième vertèbre préurale plus longue, l'ensemble parhypural + hypural 1 + hypural 2 non fusionné au centrum terminal (Pu1 + U1), l'absence de stégural, les hypuraux 3 et 4 séparés et l'absence de plaques dermiques caudales.

ESPÈCE-TYPE : *Gharbouria libanica* du Cénomanien supérieur d'Aïn-el-Ghârboûr (Liban).

Gharbouria libanica nov. gen., nov. sp.

DIAGNOSE : Identique à celle du genre.

HOLOTYPE : Spécimen inventorié MNHN-LIB-2, conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris (Institut de Paléontologie).

Horizon et gisement : Cénomanien supérieur d'Aïn-el-Ghârboûr (Liban) (selon les renseignements donnés par l'inventeur du gisement, I. A. Kafescioglu).

Matériel : Deux individus, en plus de l'holotype, inventoriés MNHN-LIB-1 d-g et LIB-3.

Mensurations (en mm) (estimées en raison de la torsion des spécimens).

Individu	*L.t*	*L.st*	*H.tr*	*L.tête*	*L.a.D*	*L.a.A*	*L.a.P*
MNHN-LIB-1	39	35	5,5	10	16	33	18
MNHN-LIB-2	50	42	6,5	10,5	17	29	23
MNHN-LIB-3	33	28	5	8	13	24	17

Formules : C.V. = 38-39 : 23-24 + 16 (dont 5 caudales); D = 14 lépidotriches supportés par 13 axonostes proximaux; A = 9 lépidotriches supportés par 8 axonostes proximaux; Pect = 14 lépidotriches; Pelv = 13 lépidotriches; Caud = 8 rmd. + I + 9 — 8 + I + 8 rmv.

DESCRIPTION ANATOMIQUE

A — Forme générale du corps et squamation

Gharbouria libanica est un petit poisson au corps allongé et tubulaire. Les mesures des trois spécimens connus sont difficiles à réaliser en raison d'une torsion du corps intervenue lors de la fossilisation (cf. tableau). La tête, plus longue que haute, est comprise entre 3,5 et 4 fois dans la longueur standard.

La nageoire dorsale, courte, est située en avant du milieu de la longueur standard (jamais en avant d'un point situé aux deux/cinquièmes antérieurs de cette longueur).

Les nageoires pectorales sont situées très bas sur les flancs; les nageoires pelviennes sont abdominales et débutent à l'aplomb de la fin de la nageoire dorsale.

La nageoire anale, petite, est rejetée à l'arrière.

La nageoire caudale, courte, est fortement échancrée.

Le corps est recouvert d'écailles extrêmement fines et cycloïdes. Les écailles sont absentes de la joue et de l'appareil operculaire.

B — Étude de la tête

1. **Neurocrâne et endocrâne** (fig. 1-7)

Ils sont relativement difficiles à observer dans leur totalité, dans la mesure où les têtes des différents spécimens ne sont conservées qu'en vue latérale.

A l'avant du crâne (fig. 1), le rostral (*Rost*) est un petit os superficiel, non soudé au

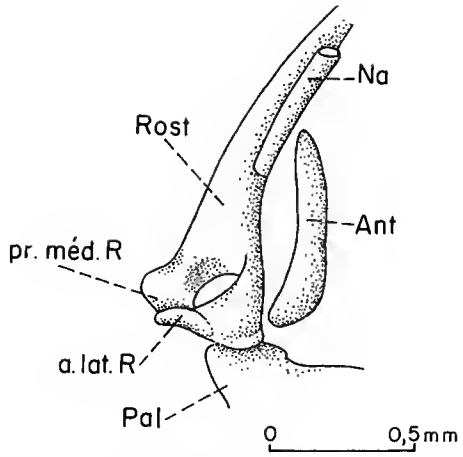


FIG. 1. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : partie rostrale de la tête en vue latérale gauche d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

mésethmoïde (peu visible ici). Comme celui de *Gaudryella* (PATTERSON, 1970 : 213), il possède un processus médian (*pr.méd.R*) et des ailes ventro-latérales (*a.lat.R*). Il ne présente pas, à sa surface, de commissure ethmoïdienne ou de pit-line. Les rapports entre ce rostral et le mésethmoïde sont impossibles à étudier.

Les nasaux (*Na*) se présentent sous forme de petits tubes allongés comme ceux de *Ginsburgia*, différant de ceux de *Gaudryella* en forme de gouttière non fermée (PATTERSON, 1970, fig. 31B et A), et placés latéralement par rapport au rostral.

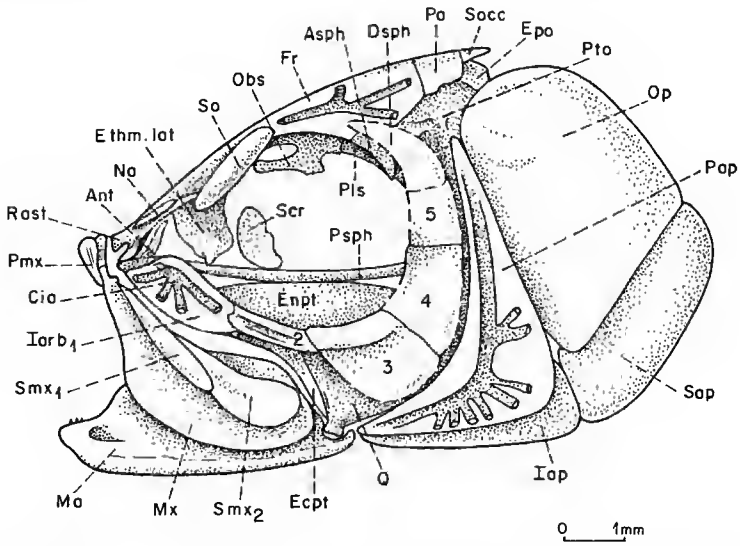


FIG. 2. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : reconstitution de la tête en vue latérale gauche principalement d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

Les frontaux (*Fr*) sont lisses et occupent la plus grande partie du toit crânien (fig. 2). Le canal sensoriel supraorbitaire (*cso*) court dans un tube fermé formant un léger relief à la surface de l'os. Il longe parallèlement le bord supérieur de l'orbite puis se divise postérieurement en trois branches : la plus antérieure se dirige vers son homologue mais s'ouvre avant la ligne médiane interfrontale ; elle est située en position quasi perpendiculaire par rapport à cette ligne médiane, disposition similaire à celle observée par PATTERSON chez *Gaudryella* (1970, fig. 30) et différente de celle de *Ginsburgia* (*ibid.*, fig. 31) chez qui la branche antérieure est très oblique par rapport à la ligne médiane. La deuxième branche du canal sensoriel, plus longue, se dirige vers l'arrière en direction des pariétaux. La troisième se dirige vers le ptérotique où elle s'anastomose au canal temporal. Vers l'avant, le canal quitte les frontaux pour passer dans les nasaux.

En arrière des frontaux, les pariétaux (*Pa*), de forme quadrangulaire mais mal conservés, sont accolés entre eux sur la ligne médiane. Ils recouvrent en partie le supraoccipital (*Socc*). Latéralement, ils rencontrent les ptérotiques (*Pto*) au-dessus de la fosse posttemporale et les épiotiques (*Epo*) postérieurement. Il n'est pas possible de savoir si le long du bord postérieur des pariétaux, la configuration de la gouttière de la commissure supratemporale était divisée en deux parties comme chez *Gaudryella* ou au contraire bien marquée comme celle de *Ginsburgia* (PATTERSON, 1970 : 233).

Le supraoccipital (*Socc*) est un petit os losangique prolongé postérieurement par une petite crête supraoccipitale émoussée.

Les ptérotiques (*Pto*) sont conservés chez l'individu LIB-1d en vue latéro-ventrale (fig. 3). Autoptérotique et dermoptérotique sont totalement fusionnés en une ossification unique. Le canal sensoriel temporal circule dans une gouttière ouverte formée par un simple repli d'une lame osseuse. Le pore d'entrée du canal est en fait une simple échancrure du bord postérieur du ptérotique. La branche du canal sensoriel en direction du préopercule (*br.cs.pop*) part ventralement à peu près à mi-longueur du ptérotique dans une gouttière très repliée sur elle-même. Antérieurement, la branche du canal sensoriel en direction du frontal court dans une gouttière à demi-couverte et s'anastomose à la branche postéro-inférieure frontale du canal supraorbitaire. La fosse pour le muscle dilatateur de l'opercule (*fmd*) est très profonde au niveau du ptérotique et déborde sur l'autosphénotique (*Asph*). Dorsalement, le ptérotique forme une lame osseuse qui vient au contact du pariétal au-dessus de la fosse posttemporale

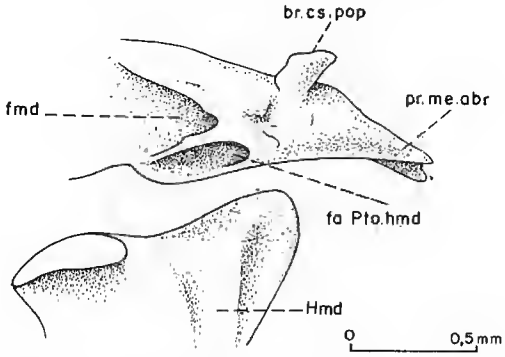


FIG. 3. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : ptérotique en vue dorso-latérale d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

dont il forme en partie le toit. Une branche du canal sensoriel part dans cette direction vers les pariétaux. Postérieurement, le processus pour l'insertion des muscles élévateurs du quatrième arc branchial (*pr.me.abr*) est bien développé et dirigé horizontalement. Il semble que les facettes ptérotiques pour l'articulation de la tête de l'hyomandibulaire (*fa.Pto.hmd*) soient nettement séparées et non continues.

La partie antérieure du vomer n'est bien visible que sur un seul individu (LIB-1d). Il semble certain qu'il n'était pas denté ventralement comme celui de *Ginsburgia* (PATTERSON, 1970, fig. 19) et contrairement à celui de *Gaudryella* (*ibid.*, fig. 9). Postérieurement, il est formé par un long processus, doublant ventralement le parasphénoïde sur les deux tiers de sa propre longueur et atteignant ainsi le niveau du milieu de l'orbite. Il est donc plus long que celui de *Barcarenichthys* (GAYET, *sous presse*) qui n'atteint que le 1/3 antérieur de l'orbite, mais ressemble à celui de *Gaudryella* ou de *Ginsburgia* (PATTERSON, 1970 : 214 et 235).

Le parasphénoïde (*Psph*) (fig. 3) est long et légèrement incurvé, ressemblant plus à celui de *Ginsburgia* qu'à celui de *Gaudryella*. Il ne présente pas de processus métaptérygoïdien comme cela a été observé chez *Ginsburgia*. Il n'est pas denté.

Un orbitosphénoïde (*Obs*), bien développé, est présent comme chez *Gaudryella* et chez *Ginsburgia* (fig. 2). Il est tout à fait semblable à celui de *Gaudryella* avec un long processus antérieur au-dessous de la sortie des nerfs optiques et un processus inférieur en face de la fenêtre optique. A l'intérieur de l'orbite, la sclérotique (*Scr*) est ossifiée au moins à sa partie antérieure (fig. 3).

Les ethmoïdes latéraux (*Ethm.lat*) limitent l'orbite antérieurement. Ils sont beaucoup plus développés que ceux de *Gaudryella* et de *Ginsburgia* puisqu'ils atteignent le parasphénoïde comme ceux de *Barcarenichthys* (GAYET, *sous presse*); leurs limites sont cependant imprécises (fig. 2).

La série infraorbitaire est très mal conservée, probablement en raison d'une extrême finesse, et devait être composée de huit os (fig. 2). Quelques traces osseuses indiquent seulement la présence d'un dermosphénotique (*Dsph*) qui devait être assez développé. Le supraorbital (*So*), os en forme d'amande très allongée, présente un développement similaire à celui de *Gaudryella*. Il est localisé à la partie supéro-antérieure de l'orbite mais n'a plus de contact avec l'antorbital (*Ant*) comme chez *Barcarenichthys* (ces deux os sont cependant beaucoup plus éloignés chez ce genre). L'antorbital est un petit os en forme de virgule et, comme le supraorbital, ne présente plus aucune trace de canal sensoriel. Le premier infraorbital ou lacrymal (*Iorb 1*) est grossièrement triangulaire, plus haut antérieurement qu'à son contact postérieur avec le deuxième infraorbital (*Iorb 2*), étroit et long. La forme exacte des trois derniers infraorbitaux (*Iorb 3* à *5*) est impossible à définir, mais étant donné les restes osseux présents, on peut certifier de leur grand développement atteignant le bord antérieur du préopercule. Il est certain que les deux derniers infraorbitaux (3 et 4), comme chez *Ginsburgia*, n'étaient pas soudés entre eux contrairement à ceux de *Gaudryella*. Le canal sensoriel infraorbitaire (*Cio*) est bien visible au niveau du lacrymal où il suit le bord supérieur de cet os. Il se divise en trois canalicules dirigés vers le bord inférieur de l'os. Au niveau du troisième infraorbital, le canal semble courir, non pas dans une gouttière fermée, mais sous un simple rebord osseux.

2. **Le splanchnocrâne**

a — *La mâchoire supérieure* (fig. 4, 5) : elle comprend le prémaxillaire, le maxillaire et deux supramaxillaires.

Le prémaxillaire (*Pmx*) semble tronqué antérieurement. C'est un petit os triangulaire, totalement édenté, dont la longueur représente 15 % de celle du maxillaire, différant nettement, par ses proportions, de celui de *Gaudryella* et de *Barcarenichthys* (25 % de la longueur du maxillaire) et encore plus de celui de *Ginsburgia* (40 % de cette longueur). En vue latérale, il présente un épais bourrelet longitudinal (*br.med.Pmx*), plus large antérieurement que postérieurement, droit, et situé à mi-hauteur de l'os. De par sa forme, il est très proche de celui de *Gaudryella* et diffère de celui de *Ginsburgia* au bord inférieur incurvé et denté.

Le maxillaire (*Mx*) est très long puisqu'il dépasse le niveau du milieu de l'orbite. Il ne cache pas, cependant, l'articulation quadrato-mandibulaire (fig. 2). L'ensemble est légèrement courbe comme chez *Gaudryella*. La plaque postérieure (fig. 4) connaît un développement similaire à celle de *Gaudryella* (plus de la moitié de la longueur de l'os, ce qui est lié à la longueur du prémaxillaire) mais présente un bord arrondi comme chez *Ginsburgia*. Le condyle crânial (*c.cr.mesth.Mx*) est dirigé légèrement plus vers l'avant que vers le haut (fig. 5),

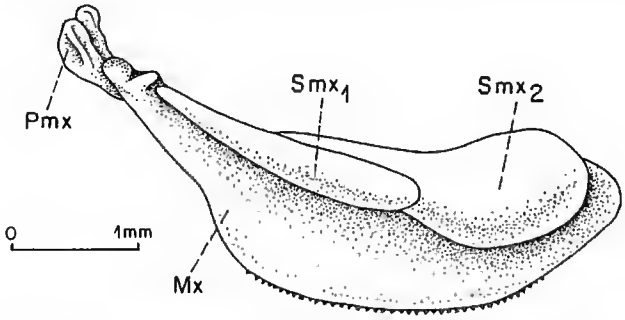


FIG. 4. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : mâchoire supérieure gauche en vue latérale d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

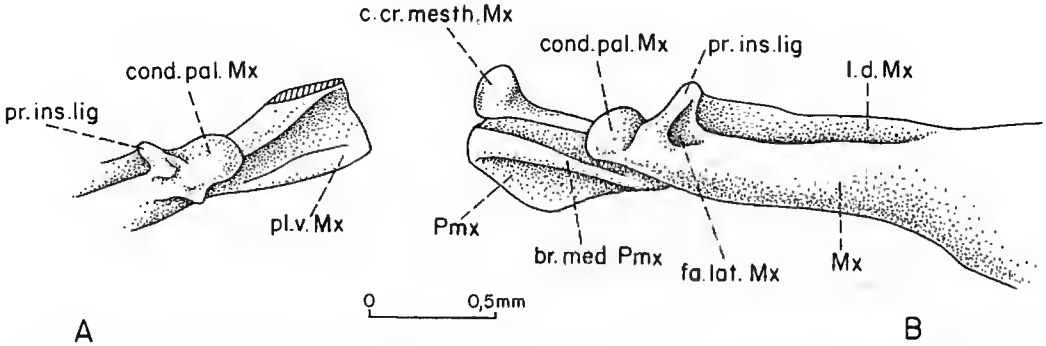


FIG. 5. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : A, partie antérieure du maxillaire droit en vue latérale d'après l'individu MNHN-LIB-1g ; B, partie antérieure du maxillaire gauche en vue latérale d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

contrairement à celui de *Gaudryella* et ressemblant de ce fait à celui de *Barcarenichthys*. En dessous de ce condyle crânien, une plaque osseuse (*pl.v.Mx*), développée médialement au prémaxillaire, ressemble par sa forme anguleuse antéro-inférieure (fig. 5B) à celle du maxillaire de *Gaudryella* (celle de *Ginsburgia* est tronquée). Si la partie la plus inférieure de cette plaque est légèrement épaissie par rapport au reste, elle ne forme pas vraiment un bourrelet comme celui de *Barcarenichthys*. Il est probable que cette partie ait été en contact avec son homologue, l'ensemble s'articulant avec le vomer.

Situé latéralement et en arrière du condyle crânien, un condyle parfaitement arrondi (*cond.pal.Mx*) s'articulait avec la tête du palatin (fig. 5B). Il est immédiatement suivi du processus pour l'insertion des ligaments palato-maxillaires (*pr.ins.lig*). Ce processus est nettement plus développé que celui observé chez *Gaudryella* (PATTERSON, 1970, fig. 7) et beaucoup plus que celui de *Ginsburgia* (*ibid.*, fig. 23). Ce processus d'insertion ligamentaire rappelle de façon frappante le bourrelet transverse du maxillaire observé chez les Ctenothrissiformes et chez les Pattersonichthyiformes (GAUDANT, 1978, fig. 4 et 32) qui, chez les représentants de cet ordre, limite les mouvements du dermopalatin. Comme chez les Pattersonichthyiformes, ce processus est suivi d'une lame osseuse très fine (*l.d.Mx*), qui se développe sur toute la hauteur de ce processus, alors que chez *Gaudryella* ce processus est entièrement libre. A la base du processus, latéralement, on note une dépression bien marquée (*fa.la.Mx*) qui devait correspondre à l'articulation du lacrymal.

Comme chez *Gaudryella*, les premières dents se situent à mi-longueur du maxillaire. Elles sont très petites et situées médialement sur plusieurs rangs irréguliers.

Les deux supramaxillaires sont pratiquement identiques à ceux de *Gaudryella*, par leur forme et leur position. Ils sont simplement légèrement plus hauts que ceux de ce genre. La partie antérieure du supramaxillaire antérieur (*Smx1*) est située juste en arrière de la dépression pour l'articulation du lacrymal. Le supramaxillaire postérieur (*Smx2*) est formé d'une plaque losangique nantie d'un long processus antérieur en bourrelet qui longe le supramaxillaire antérieur sur plus des trois quarts de sa longueur (donc plus long que celui de *Gaudryella*). Ces supramaxillaires devaient être mobiles comme ceux de *Gaudryella* et de *Ginsburgia*.

b — *La mandibule* (fig. 6, 7)

Elle apparaît dans son ensemble légèrement plus haute, par rapport à sa longueur, que celle de *Gaudryella* (fig. 6) puisque sa hauteur est comprise 2,2 fois dans sa longueur, contre 2,4

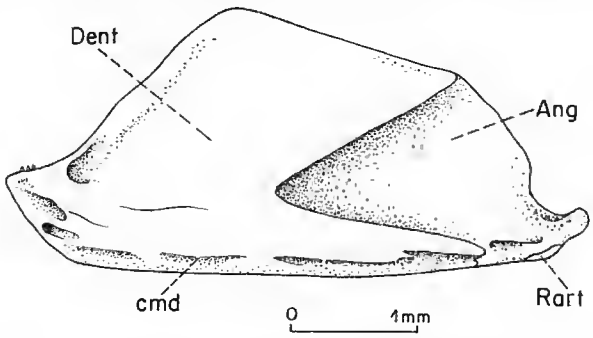


FIG. 6. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : mandibule gauche en vue latérale, principalement d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

fois chez *Gaudryella*. Elle est constituée au moins par trois os : le dentaire, l'angulaire et le rétroarticulaire; la présence ou l'absence d'une ossification du cartilage de Meckel n'a pas pu être observée.

Le dentaire (*Dent*) a une symphyse basse (fig. 7A), très oblique, nettement plus tronquée que celles de *Gaudryella*, de *Ginsburgia* ou de *Barcarenichthys*. Aucune dentelure n'est présente à l'angle antéro-inférieur (fig. 7A et 7C) comme cela a pu être observé chez *Gaudryella*. Quelques dents pointues sont observables sur le bord oral, légèrement en retrait par rapport à la symphyse, juste en avant de la dépression, très profonde, pour l'insertion des ligaments de la lèvre (*dép.lig.lev*). Le processus coronoïde s'élève très rapidement; son bord antérieur est lisse, sans aucune dent comme chez *Gaudryella* et contrairement à *Ginsburgia*. Il semble que le bord supérieur du processus coronoïde soit légèrement oblique vers l'arrière comme celui de *Gaudryella* et de *Ginsburgia* et non droit comme celui de *Leptolepis* ou de *Tharsis* (NYBELIN, 1974) ou comme chez *Clupavus* (TAVERNE, 1977, fig. 2). Le bord postérieur du dentaire apparaît échancré en V comme chez *Gaudryella* et *Barcarenichthys* et non en U comme celui de *Ginsburgia*.

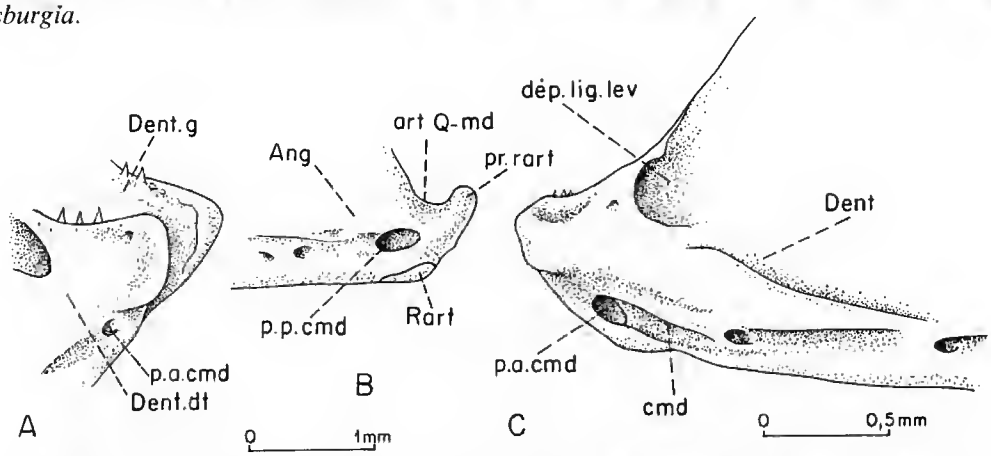


FIG. 7. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : A, partie postérieure angulaire + rétroarticulaire en vue latérale d'après l'holotype MNHN-LIB-2; B, symphyse mandibulaire d'après l'individu MNHN-LIB-1d; C, partie antérieure de la mandibule en vue latérale, d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

L'angulaire (*Ang*) est triangulaire. Il ne participe pas au bord supérieur du processus coronoïde. Il est caractérisé par un processus rétroarticulaire (*pr.rart*) beaucoup plus relevé que celui de *Gaudryella* ou de *Ginsburgia* (fig. 7B). Ce développement du processus rétroarticulaire signifie un mouvement plus limité de la mandibule que chez les genres cités et donc une ouverture moindre de la bouche. Le canal mandibulaire (*cmd*) court dans un canal ouvert par des pores ronds régulièrement espacés. Le pore antérieur (*p.a.cmd*) est large, situé ventralement par rapport à un court bourrelet parallèle au canal. Le pore postérieur du canal mandibulaire (*p.p.cmd*), ovale, bien développé, est situé à mi-hauteur de la mandibule. Ce canal s'ouvre par plusieurs pores régulièrement espacés le long du bord inférieur de la mandibule comme chez *Gaudryella* et chez *Ginsburgia*.

Le rétroarticulaire (*Rart*), très petit (fig. 7B), ne participe pas à l'articulation quadrato-mandibulaire comme chez tous les Clupéomorphes, les Salmoniformes et les Néoteléostéens (NELSON, 1973).

c — *La région palato-carrée* (fig. 8)

Le palatin (*Pal*) présente antéro-latéralement un processus qui vient s'articuler par une facette sur le condyle palatin arrondi du maxillaire. Ses rapports avec le mésethmoïde et le vomer ne sont pas connus. Il n'est pas denté.

Les deux branches de l'ectoptérygoïde (*Ecpt*) forment entre elles un angle de 135° environ, c'est-à-dire le même que celui mesuré chez *Gaudryella*, mais inférieur à celui de *Ginsburgia* (environ 150°). La branche supérieure verticale est plus grande que la branche inférieure horizontale. Aucune trace de dents n'est visible.

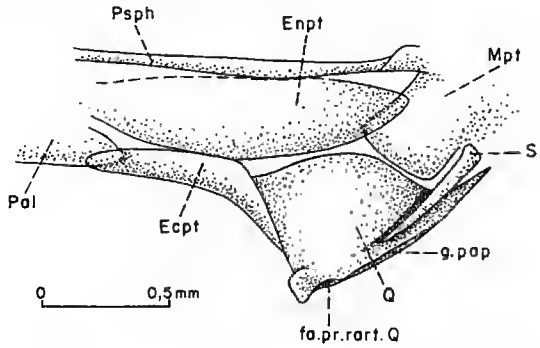


FIG. 8. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : région ptérygo-carrée droite en vue médiale d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

L'entoptérygoïde (*Enpt*) est une plaque semi-ovale, non dentée. Il est relié au carré par une zone de cartilage et recouvre légèrement le métaptérygoïde.

Les limites exactes du métaptérygoïde (*Mpt*) sont difficiles à observer mais il est certain que, contrairement à celui de *Gaudryella*, il n'était pas réduit en taille. Son bord inférieur, arrondi régulièrement, est séparé du carré par une zone de cartilage. Ses rapports avec l'hyomandibulaire sont inconnus.

Le carré (*Q*) est moins couché que celui de *Gaudryella* ou de *Ginsburgia* puisque son bord postérieur fait un angle en moyenne de 15° environ avec l'axe du parasphénoïde (contre 11° chez *Gaudryella* et 7° chez *Ginsburgia*). Le bord postérieur est plus long que le bord antérieur, formant un processus fin atteignant l'extrémité distale du symplectique (*S*). Le bord supérieur du carré est bombé, la moitié antérieure s'articulant avec l'entoptérygoïde et la moitié postérieure avec le métaptérygoïde. En arrière du condyle articulaire, une facette légèrement creusée (*fa.pr.rart.Q*) permet le blocage de la mandibule par contact avec le processus rétroarticulaire. Le bord postérieur du carré, qui suit cette facette, est creusé en gouttière (*g.pop*) dans laquelle vient se placer le bord antérieur du préopercule.

d — *Arc hyoïde et arcs branchiaux* (fig. 9, 10)

L'hyomandibulaire (*Hmd*), assez large (fig. 9), est légèrement incliné vers l'avant. Il est intermédiaire par sa forme entre celui de *Gaudryella* et celui de *Ginsburgia*. La tête de l'hyomandibulaire présente deux surfaces articulaires (*fa.art.Hmd*) séparées entre elles par une

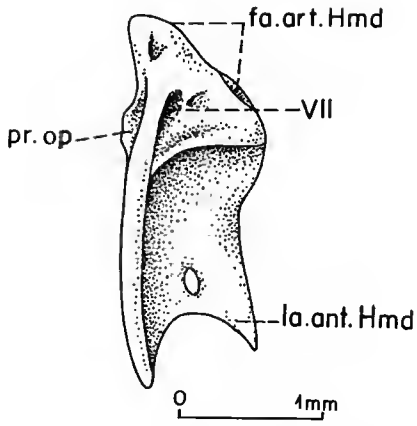


FIG. 9. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : hyomandibulaire en vue latérale droite d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

très faible dépression. Nous avons vu que les surfaces d'articulation avec autoptérotique et autosphénoïde sont nettement séparées. En vue latérale de l'os, la ligne supérieure est à peine incurvée en son centre comme chez *Ginsburgia* (PATTERSON, 1970, fig. 22C); en revanche, chez *Gaudryella*, ces deux surfaces articulaires sont nettement séparées par un creux profondément marqué (*ibid.*, fig. 7C). Il en est de même du processus opercularis (*pr.op*), situé au tiers supérieur de l'hyomandibulaire en face du foramen de sortie du nerf hyomandibulaire (*VII*), moins séparé du corps de l'os comme chez *Ginsburgia* et contrairement à *Gaudryella*. En revanche, la lame osseuse antéro-ventrale (*la.ant.Hmd*) est quasi identique à celle de *Gaudryella*. *Gharbouria* présente cependant un gros foramen, qui n'existe pas chez *Gaudryella*, situé, par comparaison, à la partie la plus postérieure de l'indentation observée chez *Ginsburgia*. Le bourrelet postérieur forme, comme chez *Ginsburgia*, le bord postérieur de l'hyomandibulaire alors que chez *Gaudryella*, une fine plaque osseuse part du processus opercularis pour s'estomper à la partie inférieure de l'os.

L'interhyal n'est pas visible.

Le cératohyal proximal (*CHy1*) n'est pas complet (fig. 10); seule est visible sa limite avec le cératohyal distal (*CHy2*), limite courbe sans digitation osseuse comme celui de *Gaudryella* (PATTERSON, 1970, fig. 32A), contrairement à celui de *Ginsburgia* (PATTERSON, 1970 : fig. 32B) et de *Barcarenichthys* (GAYET, *sous presse*, fig. 8). Le cératohyal distal, en forme de diabolo, est remarquable par le fait que ses bords supérieur et inférieur apparaissent, en vue latérale, symétriquement creusés. Tant chez *Gaudryella* que chez *Ginsburgia*, le bord inférieur est nettement plus creusé que le bord supérieur (chez *Barcarenichthys*, le bord supérieur est quasiment droit). La fenêtre pour l'artère hyoïdienne (*f.a.h*) est plus largement ouverte que chez ces deux genres. La gouttière pour cette artère (*g.a.h*) est peu marquée. Les deux hypohyaux sont irréguliers en taille, l'hypohyal dorsal (*Hyp.d*) étant nettement plus petit que l'hypohyal ventral (*Hyp.v*) comme chez *Ginsburgia* et *Gaudryella* et contrairement à *Barcarenichthys* où ils sont subégaux. Cet hypural ventral est rectangulaire et présente à sa partie antéro-supérieure un processus bien marqué (*pr.art.Hyp.v*) qui devait s'articuler avec son homologue.

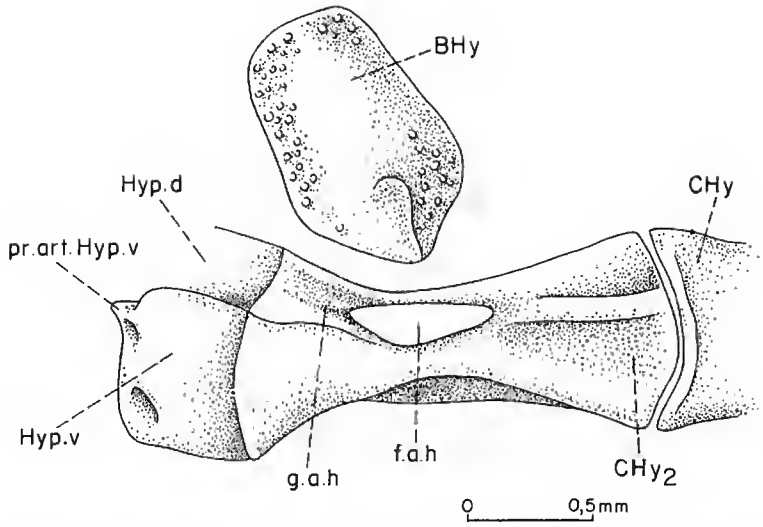


FIG. 10. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : arc hyoïde gauche en vue latérale d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

Le basihyal (*BHy*) est recouvert par une plaque osseuse ovale bien développée formant une petite pointe à sa partie postérieure médiane, entièrement recouverte de dents dont la forme est inconnue.

L'urohyal n'est pas conservé.

On compte onze rayons branchiostèges comme chez *Gaudryella*, étroits et de largeur quasi constante comme ceux de ce genre. Ils s'élargissent progressivement et ne présentent pas de « projection clupéoïde » (McALLISTER, 1968, fig. 1) à leur base. Ils sont donc nettement plus nombreux que chez *Ginsburgia* (7-8) et chez *Barcarenichthys* (6).

Sur l'individu LIB-1d, quelques dents bien développées attestent de la présence d'une plaque dentée au cinquième cératobranchial.

e — *L'appareil operculaire* (fig. 2)

Il est constitué par les os classiques : préopercule, opercule, sousopercule et interopercule.

Le préopercule (*Pop*) est intermédiaire par sa forme entre les préopercules de *Gaudryella* et de *Ginsburgia*. En effet, l'angle de ses deux branches est égal à 98° contre 84° chez *Gaudryella* et 75° seulement chez *Ginsburgia*. La branche verticale est nettement plus longue que la branche horizontale. Le rapport entre les longueurs des deux branches est sensiblement identique chez *Gharbouria* et chez *Ginsburgia* (environ 1,42) contrairement à *Gaudryella* où, les branches étant sensiblement égales, le rapport avoisine 1. Ce rapport des deux branches entre elles chez ces trois genres semble être en relation avec l'ensemble de la tête, plus haute chez *Ginsburgia* et chez *Gharbouria* que chez *Gaudryella*.

Le canal préoperculaire ne suit pas exactement le bord antérieur du préopercule comme chez *Gaudryella* et chez *Ginsburgia*, mais circule un peu plus en arrière. Les canalicules sont plus nombreux (8) que chez *Gaudryella* (5) et plus longs, mais ils ne se divisent pas et n'atteignent jamais le bord postérieur du préopercule comme chez *Ginsburgia*.

L'opercule (*Op*) est semblable à celui de *Gaudryella* avec son bord supéro-postérieur régulièrement arrondi et l'angle des deux bords antérieur et postérieur égal environ à 58° contre 36° chez *Ginsburgia*. Aucune ride n'est observable à sa surface.

Le sousopercule (*Sop*) est sensiblement égal, par ses proportions, à celui de *Gaudryella* et donc nettement plus petit que celui de *Ginsburgia*. Il en diffère seulement par un bord postéro-inférieur plus arrondi.

L'interopercule (*Iop*) n'est visible que par sa partie non cachée par le préopercule. L'angle formé par ses bords postérieur et inférieur, suivant l'angle formé par les branches verticale et horizontale du préopercule, est donc plus grand chez *Gharbouria* que chez *Gaudryella* et donc que chez *Ginsburgia*.

L'appareil operculaire de *Gharbouria* ne présente aucune ornementation. Par ailleurs, il n'était pas recouvert d'écailles comme celui de *Barcarenichthys*. Il est cependant très différent de ce dernier, lequel apparaît nettement plus évolué par la réduction de la branche inférieure du préopercule, le nombre plus réduit des canalicules du canal préoperculaire et la forme de l'opercule à bord supéro-postérieur concave.

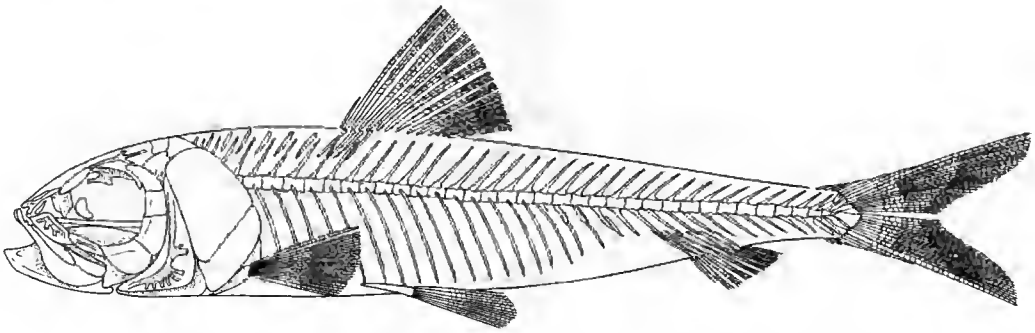


FIG. 11. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : reconstitution générale.

C — SQUELETTE POSTCRÂNIEN

1. **La colonne vertébrale** (fig. 11, 12)

Elle est composée de 39 vertèbres (y compris la seconde vertèbre urale libre) comme chez *Ginsburgia* et contrairement à *Gaudryella* qui en possède 43, dont 23 abdominales et 16 postabdominales. Les cinq dernières seulement participent au soutien des lépidotriches de la nageoire caudale.

Les centra, bien ossifiés, sont tous plus longs que hauts (fig. 11), à l'exception des cinq derniers où le rapport s'inverse. Ils sont ornés, comme ceux de *Ginsburgia*, de trois rides longitudinales bien marquées.

Les apophyses transverses (*ap.tr*) situées, pour les premières, à mi-hauteur des centra, s'abaissent progressivement et sont visibles, en vue latérale, en dessous des vertèbres, à partir de la 18e ; leur développement devient important au niveau de la 22e vertèbre où l'apophyse se double postérieurement d'une plaque losangique (*pl.int*) sur laquelle vient s'insérer la côte.

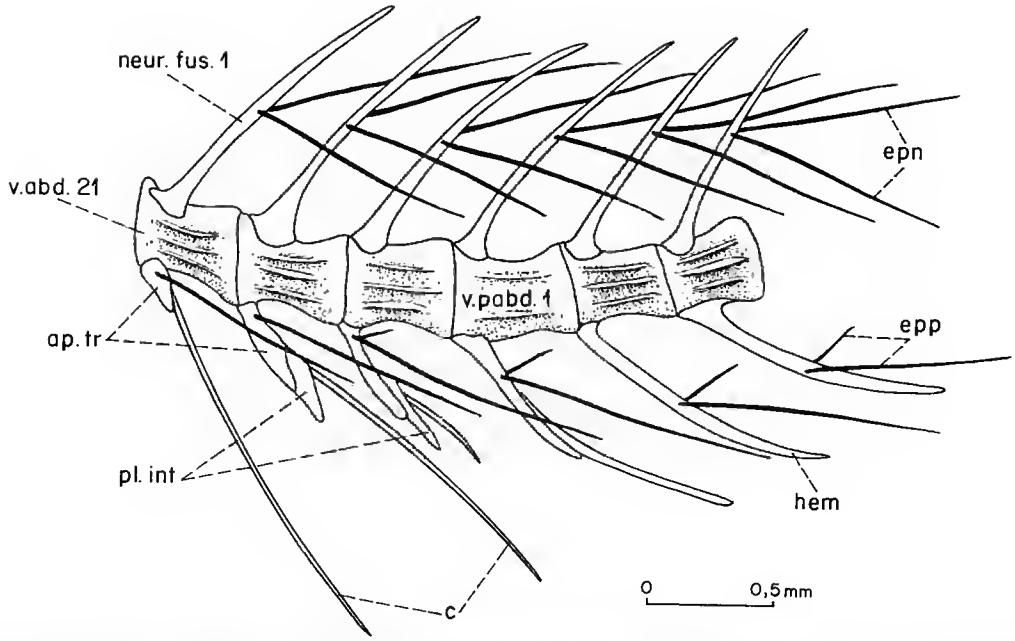


FIG. 12. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. ; passage des vertèbres abdominales aux vertèbres postabdominales en vue latérale gauche d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

Cette plaque diminue ensuite de largeur (23e vertèbre) tout en s'allongeant pour s'intégrer totalement à l'apophyse au niveau de la deuxième vertèbre postabdominale (fig. 12).

Les vertèbres 3 à 22 portent chacune une paire de côtes fines et longues bien que n'atteignant pas le bord ventral de l'animal. Les côtes de la 23e vertèbre sont minuscules.

Les arcs neuraux et hémaux semblent tous autogènes. Épines et arcs neuraux sont doubles jusqu'au niveau de la 20e vertèbre, soudés ensuite.

Les épineuraux (*epn*) et les épipleuraux (*epp*), présents, sont longs et fins. Insérés sur les centra antérieurs, ils s'en éloignent au niveau de la nageoire dorsale pour les épineuraux et au niveau des vertèbres postabdominales pour les épipleuraux (fig. 12). A ces niveaux-là, au moins, ils sont doubles et insérés de chaque côté des épines neurales ou hémales. Ils semblent tous s'arrêter au niveau de la 26e vertèbre. Il n'a pas été possible de savoir s'ils étaient fusionnés aux épines neurales et hémales comme chez *Gaudryella* et chez *Ginsburgia*.

2. **Les nageoires impaires**

a — *La nageoire dorsale* (fig. 11, 13)

La nageoire dorsale est précédée par 7 ou 8 prédorsaux.

Elle débute à l'aplomb de la 12e vertèbre abdominale mais le premier axonoste proximal (*axo. prox*) s'insère au niveau de la 8e vertèbre abdominale. Elle est courte, sa longueur de base équivalant à celle de 5 centra à ce niveau. Elle est constituée de 14 lépidotriches dont le premier (*s.d*), court, n'est ni articulé ni bifurqué et, peut-être, impair, soutenus par

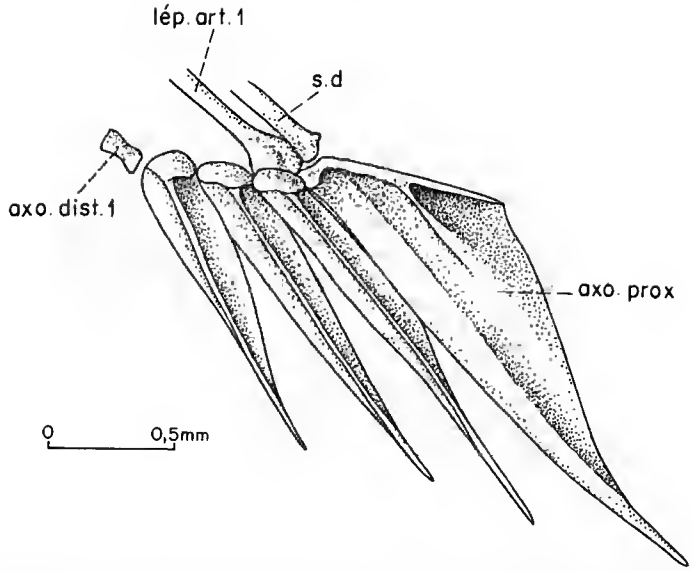


FIG. 13. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : partie antérieure de l'endosquelette de la nageoire dorsale en vue latérale droite d'après l'individu MNHN-LIB-1g.

13 axonostes proximaux de longueur croissante du premier au dernier (fig. 13). Par la position et la composition de sa nageoire dorsale, *Gharbouria* se rapproche de *Ginsburgia* (11e vertèbre, 14 lépidotriches, 13 axonostes proximaux) et s'éloigne de *Gaudryella* (15-16e vertèbre, 12 lépidotriches, 12 axonostes).

La longueur des lépidotriches correspond à celle de 9 centra pour les premiers et de moins de 4 centra pour les derniers ; de ce fait, quand la nageoire dorsale est rabattue sur le dos de l'animal, l'extrémité distale du premier lépidotriche articulé dépasse vers l'arrière l'extrémité distale du dernier, ce qui n'est pas le cas chez *Ginsburgia* où la différence de longueur entre premier lépidotriche articulé et dernier est moindre.

L'endosquelette de la nageoire dorsale est constitué par 13 axonostes proximaux de longueur décroissante du premier au dernier. Le premier présente un processus en crochet très long, placé horizontalement et soutenant une plaque osseuse en triangle (fig. 13). L'ensemble paraît constitué par la fusion de deux axonostes. Sur ce premier axonoste s'articule seulement le stylet dorsal (*s.d*). L'articulation des lépidotriches se fait directement avec les 4 premiers axonostes proximaux et par l'intermédiaire d'axonostes distaux en sablier pour les suivants. Cette articulation rappelle celle des épines des nageoires des Acanthoptérygiens (FRANÇOIS, 1959) mais aussi ce qui existe chez les Pattersonichthyiformes et chez les Myctophiformes (GAUDANT, 1977, fig. 1 et 2) mais qui est absent chez les Ctenothrissiformes (*ibid.*, fig. 3). *Gaudryella* et *Ginsburgia* présentent également une articulation directe des 3 ou 4 premiers lépidotriches sur les axonostes proximaux, sans ossification intermédiaire.

b — *La nageoire anale* (fig. 11)

Elle est très mal conservée chez tous les spécimens. Elle débute à l'aplomb de la 28e vertèbre mais le premier axonoste proximal s'appuie sur l'épine hémale de la 26e vertèbre.

Elle est très courte puisque sa longueur ne correspond qu'à celle de 4 centra à son niveau. Cette position est légèrement plus postérieure que celle de *Gaudryella* et de *Ginsburgia* par rapport à la nageoire caudale (elle est située au niveau de la 18e vertèbre préurale chez *Gharbouria*, 19e chez *Ginsburgia* et 20e chez *Gaudryella*). Elle est constituée par 9 lépidotriches soutenus par 8 axonostes proximaux, c'est-à-dire le même nombre que chez *Gaudryella*.

c — *La nageoire caudale et le squelette caudal axial* (fig. 14)

Elle est nettement fourchue, composée de 19 lépidotriches principaux dont 17 branchus, précédés par 8 rayons marginaux dorsaux (*rmd*) et 8 ventraux (*rmv*). Contrairement à ce que PATTERSON a pu observer chez *Gaudryella* (1970, fig. 14) et chez *Ginsburgia* (*ibid.*, fig. 27), il n'y a pas ici de plaque dermique dorsale ni ventrale. Contrairement à *Gaudryella*, on note une nette hypurostégie des lépidotriches. Chez *Ginsburgia*, le squelette caudal figuré par PATTERSON (*ibid.*, fig. 27) montre une légère hypurostégie des lépidotriches que l'auteur ne semble pas avoir voulu considérer comme telle puisque les lépidotriches sont replacés en arc de cercle régulier sur la reconstitution générale (*ibid.*, fig. 33). Entre le premier lépidotriche principal dorsal non bifurqué et le premier rayon marginal dorsal qui lui est accolé, existe une fenêtre caudale étroite et allongée. WINTERBOTTOM (1973 : 289) a noté la présence, outre les muscles interradialis reliant entre eux les principaux rayons caudaux, d'un « faisceau de fibres additionnel, dorsal, qui est entièrement séparé de la partie principale du muscle », faisceau qui n'aurait pas de contrepartie ventrale et qui expliquerait la présence de cette fenêtre caudale

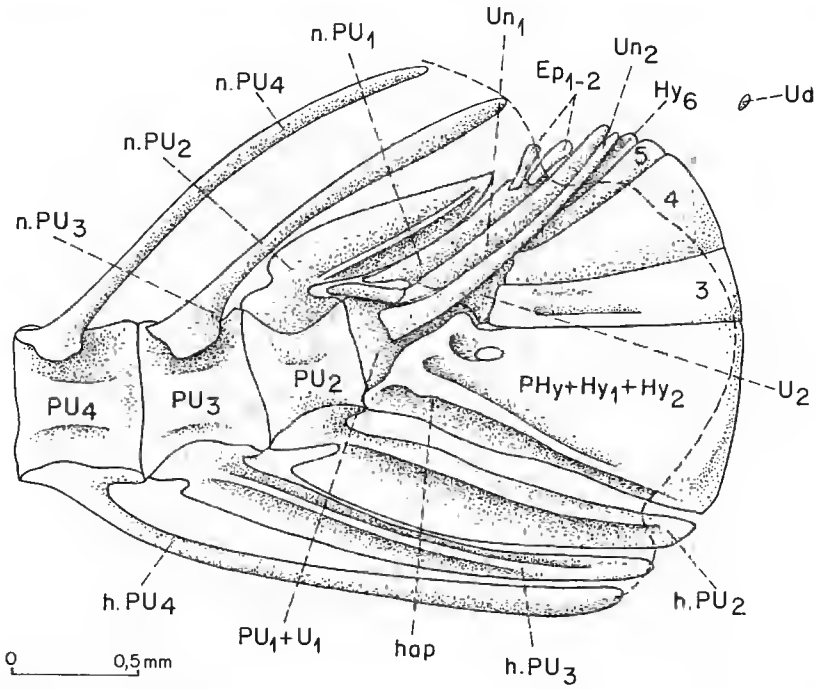


FIG. 14. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : squelette caudal axial en vue latérale gauche d'après l'individu MNHN-LIB-1d.

impaire. Les deux lépidotriches médians des deux lobes supérieur et inférieur ne sont pas élargis en palette comme chez les Clupéiformes (TAVERNE, 1977 : 710) et chez certains Characiformes primitifs (GAYET, 1986 : 101).

Le squelette caudal axial est constitué par 5 centra, les centra préuraux 1 à 4 et les deux centra uraux. Le second centrum ural est libre (*U2*) tandis que le premier centrum ural est fusionné au premier centrum préural en un complexe subterminal (*PU1 + U1*).

Ventralement à ce complexe, s'articule un ensemble formé du parhypural et des deux premiers hypuraux (*PHy + Hy1 + Hy2*). Aucune limite n'est visible entre les deux hypuraux et seul le foramen hypural indique l'intégration du second hypural au premier. Une simple ligne, s'effaçant près du bord distal, est présente entre le parhypural et le premier hypural. Le parhypural présente une hypurapophyse (*hap*) relativement peu développée. Cet ensemble est articulé au complexe subterminal, contrairement à celui de *Gaudryella* qui lui est fusionné. Ventralement au second centrum ural, s'articulent 3 hypuraux (*Hy3* à *5*). Les hypuraux 3 et 4 sont séparés comme ceux de *Ginsburgia* alors qu'ils sont soudés en une plaque unique chez *Gaudryella*. Le 6e hypural, nettement plus court et très étroit, n'atteint pas le centrum ural et se loge dans un léger creux le long du 5e hypural.

Les épines hémales des deuxième, troisième et quatrième vertèbres préurales sont élargies par une lame osseuse aux limites mal définies, la largeur doublant de la plus antérieure à la plus postérieure ; elles sont autogènes.

Dorsalement aux centra, on observe, de l'avant vers l'arrière, les épines neurales des quatrième et troisième vertèbres préurales (*n.PU4* et *n.PU3*), autogènes et non élargies. L'épine neurale de la vertèbre préurale 2 (*n.PU2*), en forme de feuille pédonculée à côte centrale, est très longue puisque sa pointe distale atteint le niveau correspondant au dernier 1/8e de la longueur de l'épine précédente ; elle est également autogène. Accolé à cette épine, sur toute sa longueur, l'arc neural de la première vertèbre préurale et de la première vertèbre urale (*n.PU1 + U1*) est étroit et allongé ; semblable à celui de *Ginsburgia*, il en diffère cependant par le fait qu'il est séparé du premier uroneural (*Un1*) ; ce premier uroneural est semblable à celui observé chez *Argentinosialis* (PATTERSON, 1970, fig. 38) bien qu'un peu plus court que chez cette espèce puisqu'il n'atteint que l'extrémité postérieure de la seconde vertèbre préurale. Le second uroneural (*Un2*) semble se terminer au carré, et non en pointe comme chez *Gaudryella* ou *Ginsburgia*, au milieu du complexe subterminal. Cette terminaison au carré ne semble pas être le fait d'une cassure étant donné qu'elle apparaît semblable chez tous les individus observés. Deux petits épuraux seulement (*ep1-2*) semblables à ceux observés chez *Gaudryella* sont situés à la partie distale de l'arc neural de la vertèbre préurale 1. Un petit urodermal (*Ud*) est présent en arrière des uroneuraux.

3. **Le squelette appendiculaire** (fig. 15-17)

a — *Ceinture scapulaire et nageoires pectorales* (fig. 15, 16)

Le supratemporal n'est pas conservé. Les limites du posttemporal (*Pt*) ne sont pas très nettes. La branche supérieure (*br.épo.Pt*), longue, vient s'appuyer sur l'épiotique tandis que la branche inférieure (*br.int.Pt*), plus courte mais relativement large, vient s'appuyer sur l'intercalaire. Le canal temporal n'est pas visible.

Le supracleithrum (*SCl*) est long et étroit, formant une baguette doublée à sa partie

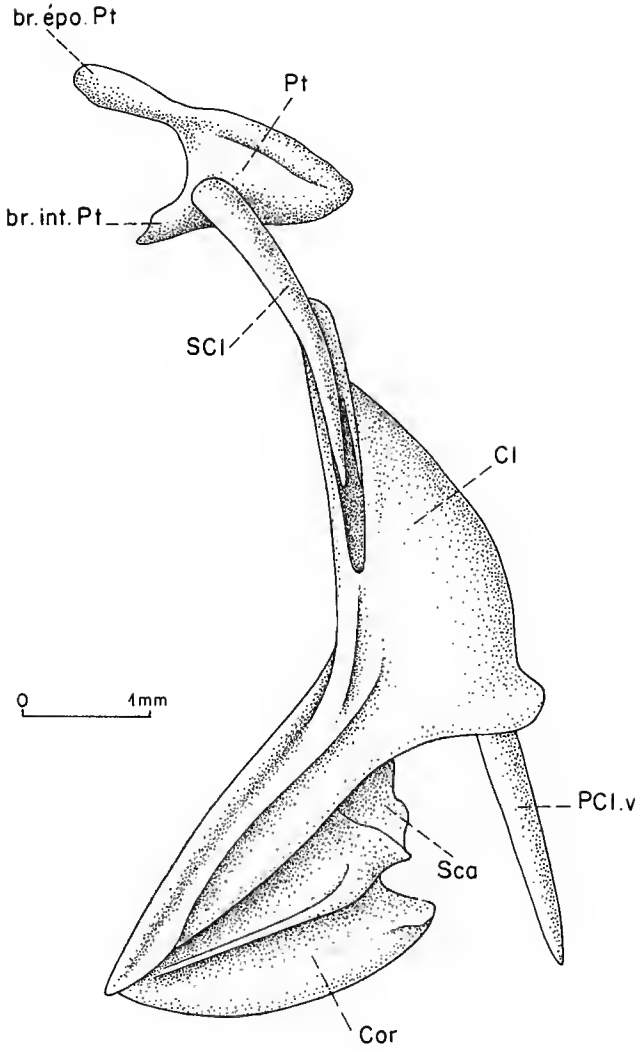


FIG. 15. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : ceinture scapulaire gauche en vue latérale de l'holotype MNHN-LIB-2.

postérieure, le long de sa moitié inférieure, par une plaque osseuse fine au bord arrondi. Il vient se glisser dans une gouttière de la branche supérieure du cleithrum.

Les deux branches du cleithrum (*Cl*) sont de hauteur à peu près semblable, contrairement à celles de *Gaudryella* où la branche supérieure est plus développée que la branche inférieure.

Le postcleithrum ventral (*PCl.v*), grosse baguette très développée, est seul visible.

La scapula (*Sca*) est étroite et presque entièrement cachée, en vue latérale, par la plaque supérieure du cleithrum, Le foramen scapulaire (*for.sca*), ovale, est petit. En vue médiale, on observe un processus (*pr.Sca.mcor*), peu séparé du corps de l'os, sur lequel vient s'articuler le

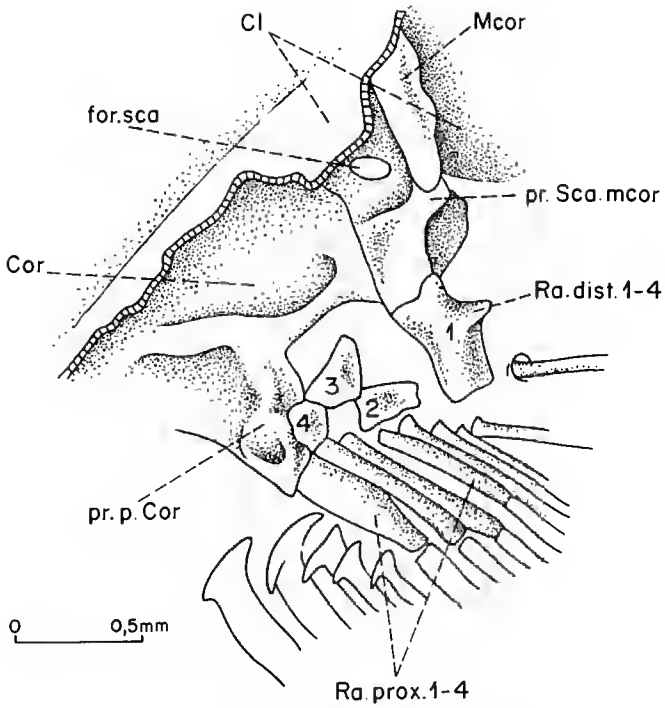


FIG. 16. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : partie médiane de la ceinture scapulaire gauche en vue médiane d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

mésocoracoïde (*Mcor*), baguette trapue, bien développée. A sa partie supéro-postérieure, la scapula présente une facette articulaire bien développée qui doit correspondre à l'articulation du premier lépidotriche de la nageoire pectorale.

Le coracoïde (*Cor*) est articulé à la scapula par tout le bord inférieur de celle-ci. Il forme un processus postérieur (*pr.p.cor*), solide, sur lequel s'articule en partie la nageoire pectorale et un processus antérieur très large, qui se termine antérieurement à la pointe inférieure de la branche inférieure du cleithrum. Le bord inférieur de ce processus, arrondi et non droit comme celui de *Gaudryella*, est en position anatomique plus oblique que chez ce genre.

On peut observer quatre radiaux proximaux (*Ra.prox*) allongés et quatre radiaux distaux seulement (*Ra.dist*), plus globuleux, alors que ce nombre est supérieur (au moins 6) chez *Gaudryella* (il est inconnu chez *Ginsburgia*). Le premier radial distal, rectangulaire, présente un processus supérieur bien marqué.

La nageoire pectorale se compose de 14 lépidotriches. Le premier lépidotriche articulé à la scapula n'est pas asymétrique comme celui de *Gaudryella* (PATTERSON, 1970 : 226, fig. 10). Les lépidotriches sont très longs puisque les plus grands (troisième et quatrième) atteignent presque les os pelviens dont la pointe proximale est à la verticale du début de la nageoire dorsale, c'est-à-dire au niveau de la douzième vertèbre abdominale.

b — *Ceinture et nageoires pelviennes* (fig. 17)

Contrairement à *Gaudryella* et à *Ginsburgia* chez qui les nageoires pelviennes débutent à la fin de la nageoire dorsale, les nageoires pelviennes de *Gharbouria* débutent au niveau de la verticale passant par le milieu de cette nageoire, la pointe proximale des os pelviens étant située au niveau de la nageoire dorsale (douzième vertèbre abdominale). Les lépidotriches sont au nombre de 13, nettement plus courts que ceux des nageoires pectorales. La longueur des lépidotriches avoisine celle de 6 centra. Un petit stylet pelvien (*sp*) est présent ; contrairement à celui de *Gaudryella* et comme celui de *Ginsburgia*, il n'est pas soudé à l'os pelvien.

Les os pelviens sont étroits et allongés, accolés entre eux sur les 3/4 de leur bord médian. A l'angle postéro-latéral, une surface articulaire complexe rappelle celle figurée chez *Gaudryella* (PATTERSON, 1970, fig. 12). Le processus médian est épais.

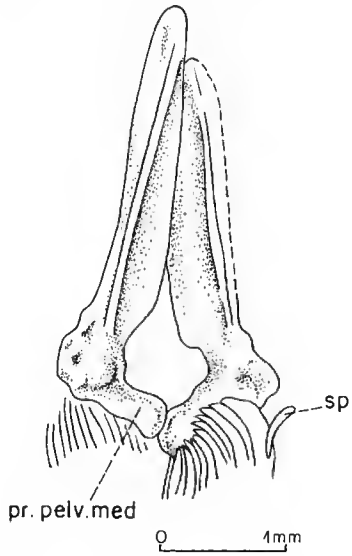


FIG. 17. — *Gharbouria libanica* nov. gen., nov. sp. : ceinture pelvienne en vue ventrale d'après l'holotype MNHN-LIB-2.

DISCUSSION

Les caractères qui définissent *Gharbouria* sont les suivants :

1) canal supraorbitaire en tube osseux bien développé ;
2) nasaux petits et latéraux ;
3) supraorbital présent ;
4) antorbital présent, en virgule ;
5) grand lacrymal, second infraorbital petit et étroit, derniers infraorbitaux largement

développés et entrant en contact avec le préopercule (les deux derniers seulement, c'est-à-dire les 4e et 5e de *Barcarenichthys*);

6) petit prémaxillaire, maxillaire denté et 2 supramaxillaires;
7) hyomandibulaire situé en position subverticale;
8) absence d'écaille sur la joue et l'opercule;
9) arcs neuraux et hémaux autogènes (au moins les plus antérieurs);
10) cératohyal distal largement perforé;
11) nageoires pectorales basses sur les flancs et pelviennes abdominales;
12) présence d'un stylet osseux pelvien;
13) très petite nageoire anale;
14) écailles cycloïdes;
15) nageoire caudale fourchue à 19 rayons principaux;
16) deuxième vertèbre urale libre;
17) urodermal présent;
18) supraoccipital petit (supposé chez *Barcarenichthys*);
19) pariétaux en contact (*idem*);
20) fosse posttemporale fermée (*idem*);
21) présence d'un mésocoracoïde (*idem*);
22) présence d'un coracoïde très large (*idem*);
23) vomer à long processus postérieur;
24) antorbital non traversé par un canal sensoriel;
25) symplectique et carré fortement inclinés vers l'arrière;
26) profonde insertion des ligaments de la lèvre;
27) processus coronoïde haut et long;
28) absence de côtes sur les deux premières vertèbres;
29) présence de 6 hypuraux;
30) présence d'un complexe subterminal;
31) fusion du parhypural et des deux premiers hypuraux.

Les caractères 1 à 22 sont apparemment primitifs au niveau des Téléostéens. Ils démontrent que ces genres sont des Téléostéens peu évolués et apportent peu d'éléments pour les relations phylogénétiques.

Les caractères 23 à 31 sont plus évolués au niveau téléostéen et comme pour *Gaudryella* et *Ginsburgia* (Patterson, 1970 : 232) la présence d'un complexe subterminal limite ces Téléostéens à certains « Salmoniformes » (voir ci-après), aux Ostariophysi et aux Neoteleostei.

Gharbouria doit être exclu des Ostariophysi dont il se différencie par l'absence de toute modification des éléments vertébraux antérieurs.

L'absence de spécialisation, comme l'avancée des nageoires pelviennes en dessous des nageoires pectorales, l'absence de stégural au squelette caudal et le maintien de nombreux caractères plésiomorphes, l'éloignent des Neoteleostei.

Il ne reste donc que les quatre sous-ordres des « Salmoniformes » qui possèdent un complexe subterminal (*PU1* + *U1*), à savoir : les Argentinoidei, les Galaxioidei, les Osmeroidei et les Stomiatoidei. Patterson (1970) ayant étudié en détail la signification de tous les caractères relatifs à *Gaudryella* et à *Ginsburgia*, et certains ayant été repris et discutés par Gayet (*sous presse*) lors de l'étude de *Barcarenichthys*, nous ne discuterons pas ici de leur

valeur, nous limitant à la comparaison des caractères de *Gharbouria* avec ceux de *Gaudryella*, de *Ginsburgia* et de *Barcarenichthys*, parallèlement aux comparaisons faites de ces genres avec les « Salmoniformes ».

Il est cependant nécessaire de noter que le statut des « Salmoniformes » est loin d'être résolu. GOODY (1969), PATTERSON (1971) et ROSEN (1974), entre autres, le considèrent comme un groupe monophylétique ou, du moins, ne remettent pas en cause sa monophylie. En 1982, FINK & WEITZMAN, suivis par LAUDER & LIEM en 1983, séparent tout d'abord les Stomiiformes qui deviennent un groupe monophylétique appartenant aux Neotelostei ; les Salmonidae sont alors considérés comme le groupe-frère des Neoteleostei, et ce sur la base de deux synapomorphies :

— la présence d'un nodule cartilagineux (homologue du cartilage rostral des Euteleostei) entre le massif ethmoïdien et le prémaxillaire ;

— l'articulation du basioccipital et des exoccipitaux avec la première vertèbre.

FINK & WEITZMAN placent les Galaxioidei dans le sous-ordre des Osmeroidei et considèrent l'ensemble comme groupe-frère des Argentinoidei sur la base également de deux synapomorphies :

— la présence de grandes dents sur les bords du basihyal et des os basibranchiaux ;

— la présence de dents palatines formant une cisaille avec les précédentes.

Enfin, les Argentinoidei sont considérés par ces auteurs comme groupe-frère des Osmeroidei sur la base de deux caractères :

— la présence de dents élargies sur les bords du basihyal ;

— la présence d'une lame osseuse le long de certaines épines neurales et hémales.

Quoi qu'il en soit de la monophylie des Salmoniformes, il est impossible de connaître les relations de *Gharbouria* avec les Salmonidae, les deux synapomorphies définissant cette famille n'étant pas observables chez ce genre.

Seule, la présence d'une lame osseuse le long des épines hémales des deuxième à quatrième épines hémales, permet d'intégrer *Gharbouria* (à supposer que ce genre ne possède pas les deux synapomorphies précitées) dans le groupe Argentinoidei-Osmeroidei. On en revient, par conséquent, comme pour *Gaudryella*, *Ginsburgia* et *Barcarenichthys*, aux relations phylogénétiques avec les Argentinoidei, les Osmeroidei et les Galaxioidei. Osmeroidei et Galaxioidei sont ici considérés séparément, les premiers présentant un stégural, caractère spécialisé que l'on ne retrouve ni chez les Galaxioidei ni chez *Gharbouria*.

Quelles sont les relations phylogénétiques de *Gharbouria* avec *Ginsburgia*, *Gaudryella* et *Barcarenichthys* ?

Gharbouria présente avec *Ginsburgia* et *Barcarenichthys* des caractères primitifs que ne possède plus *Gaudryella*, ce sont :

1) la présence de deux infraorbitaux postérieurs (4 et 5) séparés, alors que ceux-ci sont soudés en une plaque unique chez *Gaudryella* ;

2) le stylet osseux autogène, alors qu'il est soudé à la ceinture pelvienne chez *Gaudryella* ;

3) les hypuraux 3 et 4 totalement séparés contrairement à ceux de *Gaudryella* où ils sont fusionnés au moins en partie ;

4) l'ensemble parhypural + hypural 1 + hypural 2 articulé au complexe subterminal contrairement à *Gaudryella* chez qui l'ensemble est fusionné à ce complexe.

Gharbouria présente avec *Ginsburgia* un seul caractère spécialisé : la perte des dents au vomer (non observé chez *Barcarenichthys*).

Gharbouria présente par ailleurs, en commun avec *Ginsburgia*, des caractères dont la signification phylogénétique n'est pas évidente. Ce sont :

1) un bord inférieur de la symphyse mandibulaire, lisse, alors qu'il est denté chez *Gaudryella* ;

2) le bord postérieur du sousopercule, carré comme chez *Barcarenichthys*, alors qu'il est courbe chez *Gaudryella* ;

3) une composition identique de la nageoire dorsale, à savoir 14 lépidotriches soutenus par 13 axonostes proximaux, contre 12 lépidotriches soutenus par 12 axonostes chez *Gaudryella* et 15-16 lépidotriches (endosquelette inconnu) chez *Barcarenichthys* ;

4) la nageoire dorsale insérée au niveau de la 11e ou 12e vertèbre abdominale, alors qu'elle s'insère au niveau de la 8e vertèbre abdominale chez *Barcarenichthys* et de la 15e ou 16e seulement chez *Gaudryella* ;

5) les pelviennes situées au niveau de la 15e vertèbre abdominale (*Gharbouria*) ou 16e (*Ginsburgia*) alors qu'elles sont à l'aplomb de la 12e vertèbre chez *Barcarenichthys* et de la 21e vertèbre abdominale chez *Gaudryella* ; notons cependant que, chez les trois formes libanaises, les nageoires pelviennes débutent toujours à l'aplomb de la fin de la nageoire dorsale ;

6) la formule vertébrale semblable chez *Gharbouria* (24-25 + 14) et chez *Ginsburgia* (23 + 15) alors que le nombre total est plus réduit chez *Barcarenichthys* (17-18 + 12) et plus grand chez *Gaudryella* (28 + 15) ; notons que chez les trois formes libanaises, la variation est due essentiellement à une variation du nombre de vertèbres abdominales.

Il est possible que ces trois derniers caractères soient liés, la position des nageoires pelviennes par rapport à la colonne vertébrale ne différant que par les cinq vertèbres abdominales supplémentaires chez *Gaudryella*. La position de la nageoire dorsale (caractère 6) semble également liée à ce nombre total de vertèbres (moins nettement cependant puisqu'il n'apparaît qu'une différence de trois ou quatre vertèbres contre cinq au total).

En dehors des caractères primitifs partagés par les trois ou quatre genres étudiés, *Gharbouria* possède en commun avec *Gaudryella* seul plusieurs caractères primitifs. Ce sont :

1) les dents mandibulaires limitées à la partie antérieure du processus alvéolaire du dentaire contrairement à *Ginsburgia* et à *Barcarenichthys* chez qui existent deux séries dentaires séparées par un diastème ;

2) un basihypural entièrement recouvert par une plaque dentée ;

3) la séparation des cératohyaux distal et proximal par une bande de cartilage, contrairement à ceux de *Ginsburgia* et de *Barcarenichthys* qui sont reliés, à leur face interne, par des indentations osseuses ;

4) 11 rayons branchiostèges très fins, acinaciformes, contre 7 ou 8 chez *Ginsburgia* (nombre inconnu chez *Barcarenichthys*) ;

5) un rostral, triradié, séparé du mésethmoïde.

En revanche, *Gharbouria* partage avec *Gaudryella*, et lui seul, plusieurs caractères spécialisés. Ce sont :

1) absence de processus basiptérygoïdien au parasphénoïde (présent chez *Ginsburgia*, non observé chez *Barcarenichthys*) ;

2) un palatin non denté;

3) deux épuraux seulement, contre trois chez *Ginsburgia* et chez *Barcarenichthys*;

4) un canal préoperculaire à branches courtes non dichotomisées (caractère également présent chez *Barcarenichthys*) alors qu'elles sont longues et dichotomisées chez *Ginsburgia*;

5) absence du troisième uroneural (caractère également présent chez *Barcarenichthys*).

Notons également deux ressemblances dont la signification phylogénétique n'est pas évidente :

1) le nombre de lépidotriches de la nageoire anale (9) supportés par le même nombre d'axonostes proximaux (8), contre 8 lépidotriches seulement chez *Ginsburgia* supportés par 7 axonostes, et 7 lépidotriches chez *Barcarenichthys* (endosquelette inconnu);

2) écailles petites et très fines contrairement à celles, plus grandes, de *Ginsburgia* et, plus épaisses, de *Barcarenichthys*.

Gharbouria présente un seul caractère spécialisé en commun avec *Barcarenichthys*, et lui seul : l'absence de contact entre l'antorbital et le supraorbital, bien que chez *Gharbouria* la position du supraopercule soit nettement plus antérieure, donc plus proche de l'antorbital, que chez *Barcarenichthys*.

Gharbouria est plus spécialisé que *Gaudryella*, *Ginsburgia* et *Barcarenichthys* par :

1) l'absence de plaques dermiques dorsale et ventrale à la nageoire caudale;

et, par rapport à *Gaudryella* seulement (caractère non observé chez *Ginsburgia* et chez *Barcarenichthys*), par :

2) le nombre de radiaux distaux pelviens plus réduit (4 contre 6).

Il est plus primitif que les trois genres par :

1) ses arcs neuraux et hémaux tous autogènes alors que seuls les plus antérieurs le sont chez les autres genres (12-15 chez *Gaudryella*, 18-20 chez *Ginsburgia*, nombre inconnu chez *Barcarenichthys*);

2) l'absence de stégural;

3) une grande fenêtre pour l'artère hyoïdienne (caractère que l'on retrouve cependant chez *Barcarenichthys*).

En conclusion, *Gharbouria* apparaît plus proche de *Gaudryella*, dont il partage apparemment plus de caractères spécialisés, que de *Ginsburgia* et de *Barcarenichthys*. Néanmoins, rien n'est probant et sa connaissance, comme celles de *Gaudryella*, *Ginsburgia* et *Barcarenichthys*, n'apporte pas d'éléments décisifs dans l'appartenance de ce genre à une famille connue. Le squelette caudal est probablement l'élément le plus significatif et permet de rapprocher *Gharbouria* des Argentinoidei. Il est plus spécialisé cependant que ceux des représentants de ce sous-ordre par la fusion complète des vertèbres préurale 1 et urale 1 en un complexe subterminal, la réduction de l'épine neurale de la vertèbre préurale 2 et la disparition des plaques dermiques caudales.

En conclusion, comme le suggéraient Lauder & Liem (1984 : 136), une étude plus complète de l'ensemble des Teleostei « inférieurs » permettra peut-être de mieux cerner les relations phylogénétiques des taxons tant fossiles qu'actuels entre eux.

Abréviations

MNHN, Muséum national d'Histoire naturelle à Paris; *VII*, nerf hyomandibulaire; *a.lat.R*, aile latérale du rostral; *Ang*, angulaire; *Ant*, antorbital; *ap.tr*, apophyse transverse; *art.Q-md*, articulation quadrato-mandibulaire; *Asph*, autosphénoïde; *axo.dist*, axonoste distal; *axo.prox*, axonoste proximal; *BHy*, basihyal; *b.Pmx*, bourrelet médian du prémaxillaire; *br.cs.pop*, branche du canal sensoriel vers le préopercule; *br.épo.Pt*, branche du posttemporal pour l'épiotique; *br.int.Pt*, branche du posttemporal pour l'intercalaire; *br.med.Pmx*, bourrelet médian du prémaxillaire; *c*, côte; *Cl*, cleithrum; *c.cr.mesth.Mx*, condyle crânial du maxillaire pour le mésethmoïde; *Cio*, canal infraorbitaire; *cmd*, canal mandibulaire; *cond.pal.Mx*, condyle palatin du maxillaire; *cso*, canal supraorbitaire; *CHy*, cératohyal; *CHy1*, cératohyal distal; *CHy2*, cératohyal proximal; *Cor*, coracoïde; *Dent*, dentaire; *dép.lig.lev*, dépression ligamentaire pour les ligaments de la lèvre; *Dsph*, dermosphénotique; *Ecpt*, ectoptérygoïde; *Enpt*, entoptérygoïde; *Ep*, épural; *epn*, épineural; *Epo*, épiotique; *epp*, épipleural; *Ethm.lat*, ethmoïde latéral; *f.a.h*, fenêtre pour l'artère hyoïdienne; *fmd*, facette pour le muscle dilatateur de l'opercule; *fa.art.Hmd*, facette articulaire de l'hyomandibulaire; *fa.lat.Mx*, facette latérale du maxillaire; *fa.pr.rata.Q*, facette du carré pour le processus du rétroarticulaire; *fa.Pto.hmd*, facette articulaire de l'hyomandibulaire sur le ptérotique; *for.sca*, foramen scapulaire; *Fr*, frontal; *g.a.h*, gouttière pour l'artère hyoïdienne; *g.pop*, gouttière préoperculaire du carré; *hap*, hypurapophyse; *h.PU 2, 3...*, épine hémale de la vertèbre préurale 2, 3...; *H.tr*, hauteur du tronc; *hem*, hémapophyse; *Hmd*, hyomandibulaire; *Hy 1 à 6*, hypural 1 à 6; *Hyp.d*, hypohyal dorsal; *Hyp.v*, hypohyal ventral; *Iop*, interopercule; *Iorb 1*, infraorbital 1 ou lacrymal; *Iorb 2 à 5*, infraorbital 2 à 5; *L.a.A*, longueur anté-nageoire anale; *L.a.D*, longueur anté-nageoire dorsale; *L.a.P*, longueur anté-nageoires pelviennes; *l.d.Mx*, lame dorsale du maxillaire; *L.st*, longueur standard; *L.t*, longueur totale; *L.tête*, longueur de la tête; *la.ant.Hmd*, lame antérieure de l'hyomandibulaire; *lép.art*, lépidotriche articulé; *Mcor*, mésocoracoïde; *Ma*, mandibule; *Mpt*, métaptérygoïde; *Mx*, maxillaire; *n.PU 1, 2...*, épine neurale de la vertèbre préurale 1, 2...; *Na*, nasal; *neur. fus.1*, 1re épine neurale unique, moitiés fusionnées; *Obs*, orbitosphénoïde; *Op*, opercule; *p.a.cmd*, pore antérieur du canal mandibulaire; *p.p.cmd*, pore postérieur du canal mandibulaire; *Pa*, pariétal; *Pal*, palatin; *PCl.v*, postcleithrum ventral; *PHy*, parhypural; *pl.int*, plaque interne; *Pls*, pleurosphénoïde; *pl.v.Mx*, plaque ventrale du maxillaire; *Pmx*, prémaxillaire; *Pop*, préopercule; *pr.art*, processus articulaire; *pr.art.hyp.v*, processus articulaire de l'hypural ventral; *pr.ins.lig*, processus d'insertion des ligaments palato-maxillaires; *pr.me.abr*, processus pour le muscle élévateur du 4e arc branchial; *pr.méd.R*, processus médian du rostral; *pr.op*, processus opercularis; *pr.p.cor*, processus postérieur du coracoïde; *pr.pelv.méd*, processus pelvien médian; *pr.rart*, processus rétroarticulaire; *pr.Sca.mcor*, processus scapulaire pour le mésocoracoïde; *Psph*, parasphénoïde; *Pt*, posttemporal; *Pto*, ptérotique; *PU 2, 3...*, vertèbre préurale 2, 3...; *PU1 + U1*, complexe subterminal; *Q*, carré; *rmd*, rayons marginaux dorsaux; *rmv*, rayons marginaux ventraux; *Ra.dist*, radial distal; *Ra.prox*, radial proximal; *Rart*, rétroarticulaire; *Rost*, rostral; *S*, symplectique; *Sca*, scapula; *SCl*, supracleithrum; *Scr*, sclérotique; *s.d*, stylet dorsal; *Smx 1*, supramaxillaire antérieur; *Smx 2*, supramaxillaire postérieur; *So*, supraorbital; *Socc*, supraoccipital; *Sop*, sousopercule; *sp*, stylet pelvien; *U2*, seconde vertèbre urale; *Ud*, urodermal; *Un 1, 2*, uroneural 1, 2; *v.abd*, vertèbre abdominale; *v.pabd*, vertèbre postabdominale.

Remerciements

L'auteur adresse ses plus vifs remerciements à F. Pilard et à D. Serrette, auteurs respectivement des dessins et des photos, et à E. Molin qui a contribué à la rédaction de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BEAUMONT, G. DE, 1965. — Les Viverravinae (Carnivora, Miacidae) de l'Éocène de la Suisse. *Bull. Soc. vaud. Sci. nat.*, Genève, 319, 69, 3 : 133-146.

FINK, W. L., & S. H. WEITZMAN, 1982. — Relationships of the stomiiforms fishes (Teleostei) with a description of *Diplophos*. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **150** : 31-39.

FRANÇOIS, Y., 1959. — La nageoire dorsale, anatomie comparée et évolution. *L'Ann. Biol.*, Paris, **35** (3-4) : 81-113.

GAUDANT, M., 1977. — Observations sur l'anatomie des nageoires dorsales et anales de certains Poissons téléostéens. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **284** : 2479-2482.

— 1978. — Recherche sur l'anatomie et la systématique des Ctenothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons téléostéens) du Cénomanien du Liban. *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, nouv. sér., sér. C (Sci. Terre), **41** : 1-124.

GAYET, M., 1986. — Contribution à l'étude anatomique et systématique de l'ichthyofaune cénomanienne du Portugal. Troisième partie : Complément à l'étude des Ostariophysaires. *Comunções Servs geol. Port.*, **71** (1) : 91-118.

— 1988. — « Salmoniforme » nouveau du Crétacé supérieur marin de Barcarena (Portugal) : *Barcarenichthys joneti* nov. gen., nov. sp. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, II, **656**.

— *Sous presse*. — Relations phylogénétiques de *Barcarenichthys joneti* Gayet (Crétacé de Barcarena, Portugal) au sein des « Salmoniformes ». *Comunções Servs geol. Port.*, Lisboa.

GREENWOOD, P. H., G. S. MYERS, D. E. ROSEN & S. H. WEITZMAN, 1967. — Named main divisions of teleostean fishes. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, **80** : 227-228.

LAUDER, G. V., & K. L. LIEM, 1983. — The evolution and interrelationships of the Actinopterygian fishes. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **150** (3) : 95-197.

MCALLISTER, D. E., 1968. — Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. *Bull. natn. Mus. Can.*, **221** : xiv + 239 p.

NELSON, J. G., 1969. — Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of Vertebrates. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **141** : 475-552.

— 1973. — Relationships of Clupeomorphes with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. *In* : P. H. GREENWOOD, R. S. MILES & C. PATTERSON (eds.), Interrelationships of fishes. *Zool. J. linn. Soc.*, **53** (suppl. 1) : 333-349.

NYBELIN, O., 1974. — A revision of the leptolepid fishes. *Acta. r. Soc. scient. litt. gothoburg zool.*, **9** : 1-202.

PATTERSON, C., 1970. — Two Upper Cretaceous salmoniforms fishes from the Lebanon. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. Geol.*, London, **19** (5) : 208-296.

PICTET, F. J., & A. HUMBERT, 1866. — Nouvelles Recherches sur les Poissons fossiles du Mont Liban, Genève, Georg : VII + 115 p., 19 pl.

TAVERNE, L., 1977. — Ostéologie de *Clupavus maroccanus* (Crétacé supérieur du Maroc) et considérations sur la position systématique et les relations des *Clupavidae* au sein de l'ordre des Clupéiformes *sensu stricto* (Pisces, Teleostei). *Géobios*, **10** (5) : 697-722.

TOOMBS, H. A., & A. E. RIXON, 1950. — The use of acetic acid in the « transfert method » of preparing fossils. *Museums J.*, London, **50** : 105-107.

WINTERBOTTOM, R., 1973. — A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.*, **125** : 225-317.

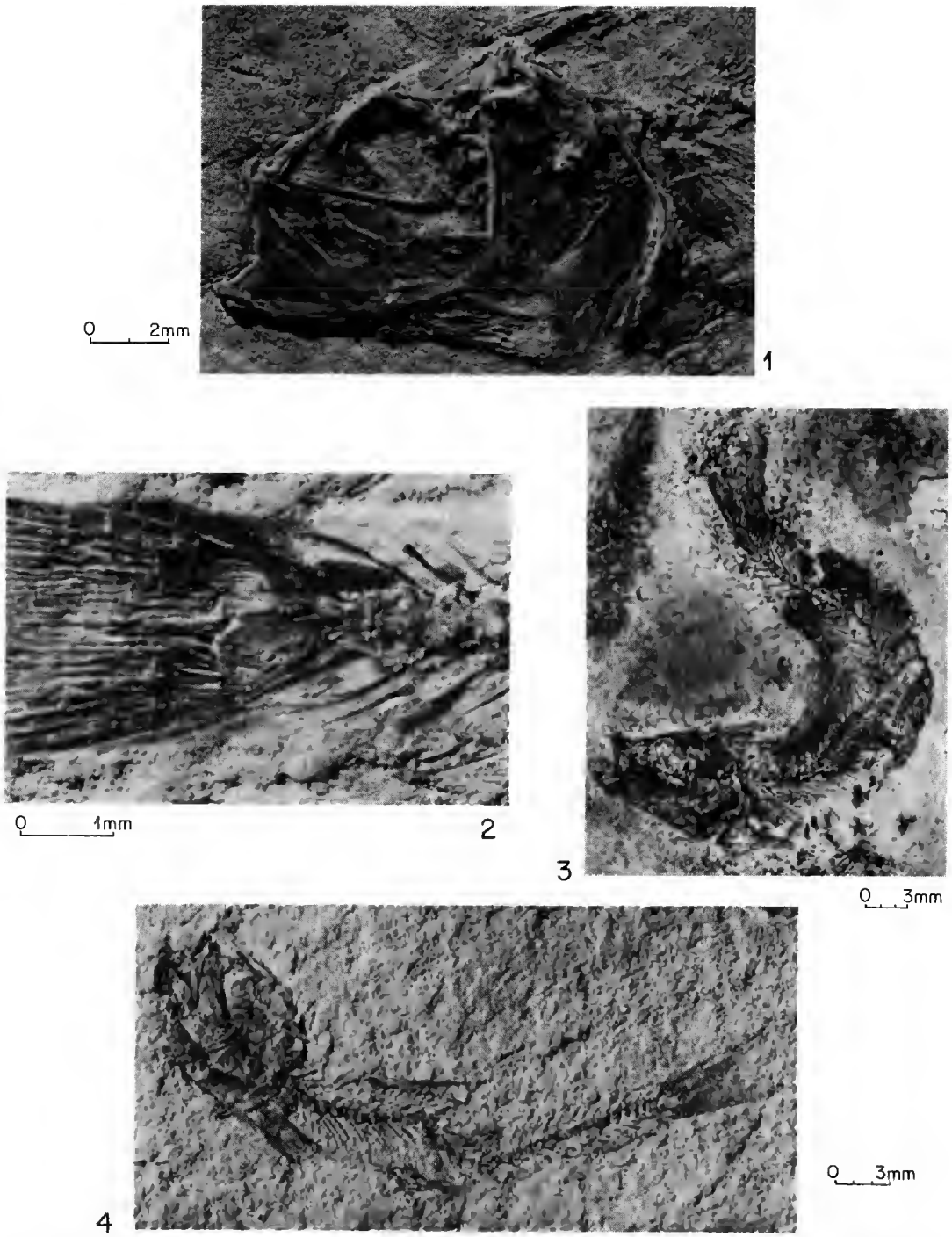


PLANCHE I. — 1 : Tête de l'holotype LIB-2 en vue latérale gauche (matériel préparé à l'acide). 2 : Squelette caudal axial de l'individu LIB-1g en vue latérale droite. 3 : Vue générale de l'holotype LIB-2 (matériel préparé à l'acide). 4 : Vue générale de l'individu LIB-1d.

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section C, n° 3 : 227-285.

Ostéologie crânienne et ses enseignements, apports géologique et paléoécologique, de *Moghreberia nmachouensis*, Dicynodonte (Reptilia, Therapsida) du Trias supérieur marocain

par Jean-Michel DUTUIT

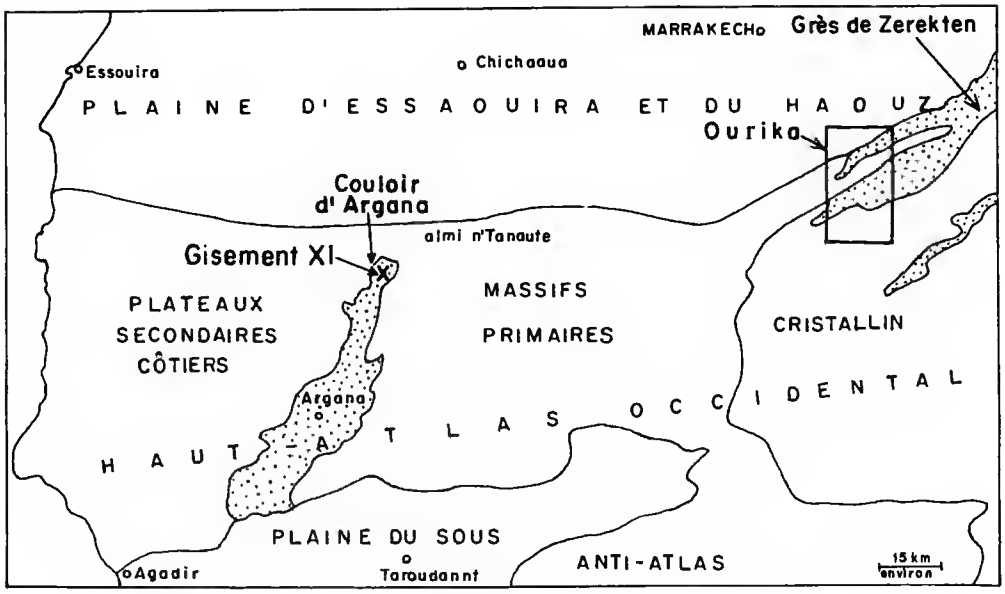
Résumé. — *Moghreberia nmachouensis* (*Moghreberia n'machouensis* Dutuit, 1980) fut trouvé dans le Trias supérieur de la formation continentale d'Argana (Atlas occidental marocain), associé à des os de Pseudosuchiens et à un crâne de Stégocéphale métoposauridé. On peut remarquer : la présence de canines, l'importance comparable du massif facial et de l'arrière-crâne, le faible étalement latéral des squamosaux ainsi que l'exceptionnelle profondeur de l'ensellure pinéale. Les caractères généraux du genre le situent au voisinage de *Placerias*. Ainsi sont renforcées les ressemblances déjà notées entre Trias marocain et nord-américain.

Abstract. — *Moghreberia nmachouensis* (*Moghreberia n'machouensis* Dutuit, 1980) was found in the Upper Triassic of the Argana continental formation (moroccan occidental Atlas). It was associated with pseudosuchian bones and with the skull of one metoposaurid Stegocephalian. We must point out the presence of tusks, the comparable importance of facial and rear-skull parts, the very week lateral spread of squamosals but also the exceptionally deep saddle-backed pineal part of skull. The general features of the new genus make it close to the north-american genus *Placerias*. So are reinforced likenesses between moroccan and north-american Upper-Triassic.

J.-M. DUTUIT, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

L'existence de Dicynodontes dans la formation d'Argana (Atlas occidental marocain, carte 1) est déjà remarquable dans la mesure où il s'agit des seuls Thérapsides connus en Afrique nord-équatoriale. On conçoit que le maximum ait été tenté pour étudier ce matériel si mal conservé. Ces pièces revêtent un quadruple intérêt : 1) paléozoologique ; 2) paléoanatomique car bien qu'un nombre non négligeable de Kannéméyéridés soient relativement bien connus, l'étude d'un nouveau genre de cette famille complète la connaissance de ses variations anatomiques, donc de ses adaptations ; 3) paléoécologique, la taphonomie du gisement concerné prenant une autre dimension avec la découverte des Dicynodontes (TUCKER M. E et BENTON M. J., 1982) ; 4) paléobiogéographique, ces Kannéméyéridés autorisant, dans le cadre des conceptions mobilistes, un réexamen des hypothèses admises.



CARTE. 1. — Mise en situation géographique du gisement XI.

I. PRÉSENTATION DU GISEMENT

1. **Rappels sur les gisements permo-triasiques continentaux marocains**

Dans la plus grande extension verticale de la formation d'Argana il est possible de reconnaître quatre niveaux à Vertébrés (AVERTCHENKO A. J., 1973; TIXERONT M., 1973; tableau p. 229) :

— un niveau caractérisé par la présence de Lépospondyles et de grands Reptiles (Pélycosauriens?); les Lépospondyles datent ce niveau, vraisemblablement, du Permien;

— trois niveaux triasiques séparés du précédent par une discordance « marquant » une lacune qui englobe Permien supérieur et Trias inférieur.

Ces niveaux sont caractérisés respectivement, de bas en haut, par les trois ensembles fauniques suivants : 1) une faune à Stégocéphales cyclotosauridés; 2) une faune à Stégocéphales métoposauridés et almasauridés, Dipneustes, Actinoptérygiens, *Estheria*, Phytosaures, Pseudosuchiens, Ornithischiens, Dicynodontes; 3) une faune à Métoposauridés et Phytosaures, accompagnée d'une flore à Équisétacés.

LITHOLOGIE	PUISSANCES	FOSSILES
Infra-Lias		
---------- Discordance ----------		
Série supérieure		
Basalte à structure doléritique	0-200 m	
t.8. Aréno-lutites feuilletées argilo-sableuses salifères	400-1000 m	
t.7. Grès bruns d'Argana (cuprifères).	0-200 m	Estheria destombesi
t.6. Grès rouges avec localement des conglomérats à la base	0-100 m	Dents de Théropodes ou de Pseudosuchiens
---------- Discordance ----------		
Série intermédiaire.		
t.5. Grès et argiles ailteuses rouges.		Stégocéphale et Phytosaures
(un niveau fossilifère à la base, un autre au sommet).	500 m	Stégocéphales, Phytosaures, Pseudosuchiens, Dicynodontes.
t.4. Aréno-lutites feuilletées sableuses brunes et bancs de grès grossiers avec minces niveaux de conglomérats intraformationnels.	500-1500 m	Stégocéphales cyclotosauridés
t.3. Conglomérats.	1-20 m	
---------- Discordance ----------		
Série inférieure		
t.2. Grès rouges et niveaux de conglomérats intraformationnels au sommet.	0-1300 m	Lépospondyles et Reptiles indéterminés.
t.1. Conglomérat de base grossier, puis en bancs bien réglés.	0-200 m	
---------- Discordance ----------		
Paléozoïque indifférencié.		

2. Rappels sur le gisement XI

Les fossiles décrits ici proviennent du niveau moyen du gisement XI (DUTUIT J.-M., 1976 : 36). Ses coordonnées sont 161°8′ E-456°9′ N (feuille IGN d'Imi N'Tanoute). Plusieurs niveaux fossilifères s'y trouvent superposés :

— un niveau inférieur où l'on trouve des os longs d'une grande forme de Dicynodonte dont le crâne est peut-être connu dans le gisement XII ;

— un niveau moyen contenant des Dicynodontes, étudiés ci-après, des Pseudosuchiens (DUTUIT J.-M., 1979) et des Stégocéphales métoposauridés (DUTUIT J.-M., 1976) ;

— un niveau supérieur contenant des Actinoptérygiens (MARTIN M., 1982) ; des Dipneustes (MARTIN M., 1980, 1981) et des Stégocéphales almasauridés (DUTUIT J.-M., 1976) ;

— un niveau à traces qui sont essentiellement reptiliennes ; certaines sont attribuables à des Amphibiens et des Invertébrés (BIRON P. E. et J.-M. DUTUIT, 1981).

3. Éléments de taphonomie et intérêt paléoécologique

Dans l'horizon supérieur du niveau t_5, le spectre faunique est étroit, se réduisant pratiquement à des formes aquatiques, les unes piscivores (Métoposauridés), les autres carnivores ou piscivores selon les genres (Phytosauridés), ou franchement carnivores (Pseudosuchiens et Dinosaures, connus dans ce niveau par des dents isolées).

Une flore d'Équisétales a été trouvée dans ce niveau.

Cet ensemble paraît caractériser un milieu d'eau douce ou de rive d'eau douce.

Cependant, d'autres éléments d'observation (DUTUIT J.-M. et D. HEYLER, 1983) conduisent à envisager la possibilité que certains gisements, ou certaines couches de ce niveau,

puissent témoigner de conditions estuariennes, littorales, voire marines plus franches. Dans cette dernière hypothèse, on peut supposer qu'il y a eu transport vers le large de fragments de cadavres et d'éléments de flore, ou encore que des formes animales telles que Métoposauridés et Phytosaures aient eu la faculté de supporter des salinités élevées (DUTUIT J.-M., 1983; HEYLER D. et J.-M. DUTUIT, 1984).

En ce qui concerne l'horizon fossilifère de base du niveau t_5, deux types de milieu y sont représentés :

— un milieu nettement dulçaquicole à grands Métoposaures;

— un type de gisement montrant le passage de conditions de rives à des conditions franchement aquatiques, d'eau douce, puis saumâtre, avec peut-être des épisodes littoraux. Le lit fossilifère à Dicynodontes correspondrait à un dépôt de rive de nappe d'eau douce, en climat chaud sur territoire bien irrigué (BIRON P. E. et J.-M. DUTUIT, 1981; DUTUIT J.-M. et D. HEYLER, 1983).

Cette brève rétrospective des hypothèses actuellement proposées montre à la fois l'intérêt que peut représenter la découverte d'un seul fossile marqueur de milieu et la fragilité des hypothèses que l'on en tire. Par exemple, si nous découvrions un jour de grands herbivores, même fragmentaires, dans le niveau à Métoposaures et Phytosaures (partie supérieure du t_5), nous ne pourrions plus retenir l'hypothèse d'une sédimentation côtière, à moins d'admettre des transports assez longs de cadavres, ou de portions de cadavres de Dicynodontes.

Des réserves semblables peuvent être émises concernant l'horizon inférieur du niveau t_5. En ce qui concerne la nature du biotope et, dans une moindre mesure, les caractéristiques du paléoclimat, les schémas susceptibles d'être proposés sont variables en fonction des gisements, même lorsque ces derniers sont localisés dans des bancs chronologiquement ou topographiquement voisins.

Les éléments pouvant être retenus dans toutes les hypothèses sont les suivants :

— climat chaud : c'est d'abord une conclusion de bon sens devant une faune riche en Amphibiens et Reptiles aquatiques, associée à une flore à Équisétales; c'est aussi une déduction consécutive à l'observation d'os à surface écaillée, aux corticales fissurées, éclatées, os envahis par la gangue selon un réseau serré de micro-fissures (DUTUIT J. M. et D. HEYLER, 1983); selon BEHRENSMEYER (1975), ce type d'altérations de surface caractérise des os ayant séjourné longtemps exondés en climat chaud et aride;

— proximité relative d'un littoral marin (1 à 100 km!);

— territoire pouvant être considéré comme une vaste plaine côtière s'étendant pratiquement au niveau de base du réseau fluviatile qui drainait l'arrière-pays lointain.

SIGNIFICATION DES ABRÉVIATIONS
(Figures et planches)

a : angulaire; ar : articulaire; arc : arcade squamoso-maxillaire (ou « zygomatique »); bd.f.add : bord de la fenêtre de l'adducteur; bo : basioccipital; bs : basisphénoïde; c : canine; ch : choane; c.o : condyle occipital; cr.o.m : crête occipitale mineure; cr.o.M : crête occipitale majeure; d : dentaire; ec : ectoptérygoïde; enc : encoche de la crête occipitale majeure; e.o : exoccipital; f.add : fenêtre de l'adducteur; f.ipt : fenêtre interptérygoïdienne; f.mag : *foramen magnum*; f.Meck : fosse de Meckel; f.o. : fenêtre ovale; fr : frontal; f.r.mx : fosse rétro-maxillaire; f.sp : fosse spléniale; hs.cr(md) : fragment hors-crâne (venant de la mandibule); ins : contour du ou des becs cornés; ins.i : insertion et contour du bec

inférieur ; ins.s : insertion et contour du bec supérieur ; ip : inter- ou postpariétal ; ju : jugal ; l.r.a. : lamelle rétro-articulaire ; md : mandibule ; men : ménisque hypothétique ; mx : maxillaire ; N : narine ; na : nasal ; O : orbite ; p : pariétal ; pal : palatin ; p.ar : préarticulaire ; par : paroccipital ; pi : orifice pinéal ; pl.mas : plage masticatrice ; pmx : prémaxillaire ; po : postorbitaire ; p.o.(ins) : insertion du postorbitaire ; pp : prépariétal ; prf : préfrontal ; ps : parasphénoïde ; pt : ptérygoïde ; pt.(h) : ptérygoïde (hypothétique) ; q : carré ; q.(cond) : condyle du carré ; r.c. : racine de la canine ; r.pal.pt.(h) : rameau palatin du ptérygoïde (hypothétique) ; r.q.pt.(h) : rameau carré du ptérygoïde (hypothétique) ; s.a : sus-angulaire ; smx : septomaxillaire ; s.o : supraoccipital ; sp : splénial ; sq : squamosal ; t.c : toit crânien ; tu : tuber (basioccipital) ; v : vomer ; v.pal : voûte palatine.

II. DÉFINITION DU FOSSILE

Classe REPTILIA
Sous-classe SYNAPSIDA
Ordre THERAPSIDA
Sous-ordre ANOMODONTIA
Infra-ordre DICYNODONTIA
Famille KANNEMEYERIDAE Huene, 1948
Sous-famille STAHLECKERINAE *non sensu* Lehman, 1961
Genre **MOGHREBERIA** Dutuit, 1980

ESPÈCE-TYPE PAR MONOTYPIE : *Moghreberia nmachouensis* (Dutuit, 1980, émendé 1988). La diagnose de l'espèce sera celle du genre.

DÉRIVATION DU NOM DE GENRE : De Moghreb, terme qui désigne les pays du nord-ouest de l'Afrique (Maroc, Algérie, Tunisie).

DÉRIVATION DU NOM D'ESPÈCE : De Maâchou, mont au pied duquel se situe le gisement XI. N'Maâchou signifie « du Maâchou » en berbère. C'est en contradiction avec le code de nomenclature (apostrophe non acceptée, selon l'article n° 32) qu'en 1980 il avait été nommé *Moghreberia n'machouensis*.

LOCALITÉ-TYPE : Village d'Alma, au sud d'Imi N'Tanoute, Atlas occidental marocain. Gisement numéroté XI_b (niveau moyen du XI) (nomenclature DUTUIT) et de coordonnées 161°8′ E-456°9′ N. Le nom berbère du lieu-dit est « alili n'yifis » c'est-à-dire « le laurier rose de la hyène ». Pour plus de détails, voir DUTUIT J.-M., 1976.

STRATIGRAPHIE : Base du t_5 (« grès et argiles silteuses rouges ») dans la nomenclature de TIXERONT. C'est l'horizon-type du genre.

MATÉRIEL-TYPE : Holotype : 1 crâne portant l'identification ALM.280 et conservé, en 1988, à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Syntype : 1 crâne portant l'identification ALM.281 et conservé, en 1988, à l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

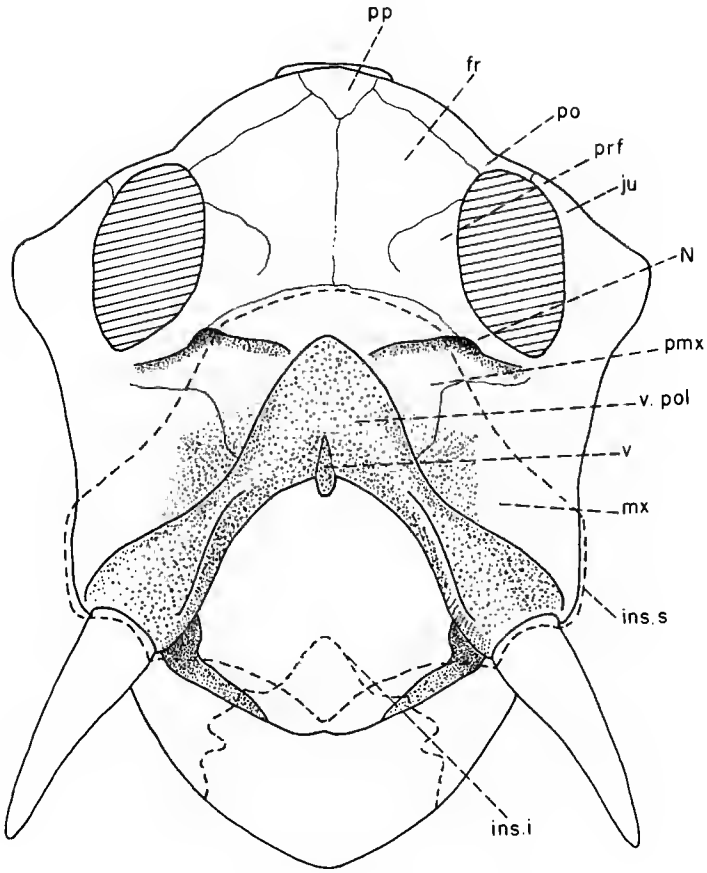


FIG. 1. — Reconstitution du crâne, vue antérieure.

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : Crâne grand (plus de 50 cm), mais relativement étroit. Faibles hauteur et largeur relatives du complexe squamoso-occipital. Massifs facial et arrière-crânien d'importances comparables. Faible hauteur relative de la mandibule. — Museau pointu. Présence de canines situées en avant des vomers. — Ensellure pinéale profonde. Faible étalement latéral des squamosaux et de la partie squamosale des arcades dites « zygomatiques ». Présence de deux crêtes occipitales transversales. — Margelle des choanes étalée en corolle. — Grande extension relative de la lamelle réfléchie de l'angulaire. Elle atteint le bord postérieur de l'articulation mandibulaire.

III. MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le matériel de Dicynodontes du couloir d'Argana provient de deux gisements :

Le gisement XII : Il est situé à environ 1,5 km du gisement XI ; un très grand crâne de Dicynodonte en provient. Cet autre taxon à l'ossature massive est bien conservé en forme et

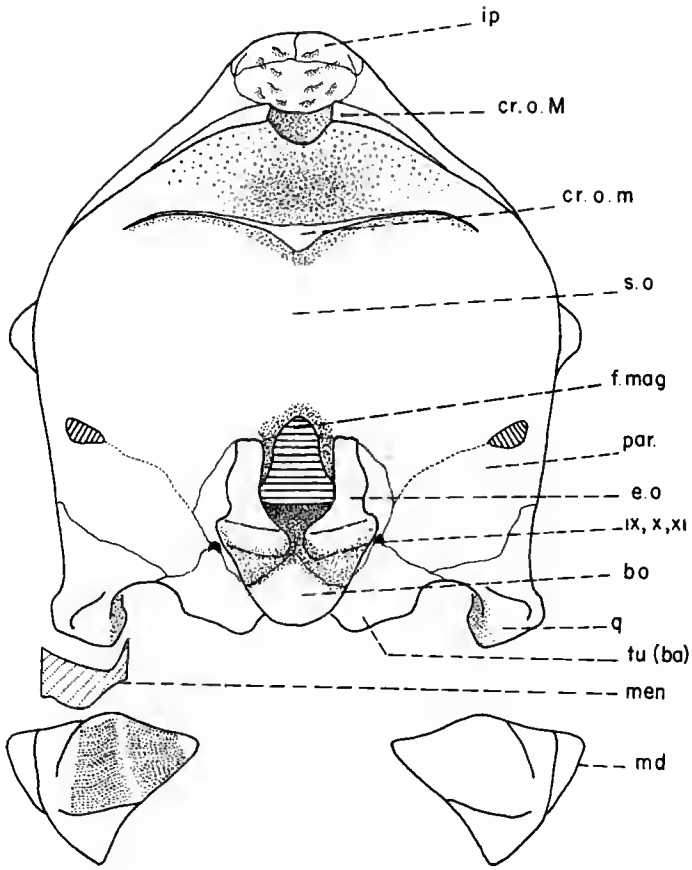


FIG. 2. — Reconstitution du crâne, vue postérieure.

volume, mais malheureusement en partie « assimilé » par la gangue. Cette dernière a progressivement détruit l'os en le pénétrant par un réseau serré de fissures ne laissant parfois subsister qu'une fine charpente d'esquilles, pas toujours jointives. Il est alors difficile de préciser, au dégagement, la limite de la corticale osseuse. Ce crâne sera prochainement décrit.

Le gisement XI : Du niveau inférieur XIa de ce gisement proviennent des os de membres témoignant de l'existence d'une grande forme massive qu'en première analyse nous rattachons à la forme du XII. Du niveau moyen XIb provient la forme la mieux représentée (la quasi-totalité du squelette) dont nous n'étudierons ici que le matériel crânien. Ce taxon est moins grand et plus gracile que celui du XII et du XIa. Deux crânes et deux mandibules qui ne sont pas associés deux à deux proviennent de cette couche. Le détail de cette collection est donné ci-après.

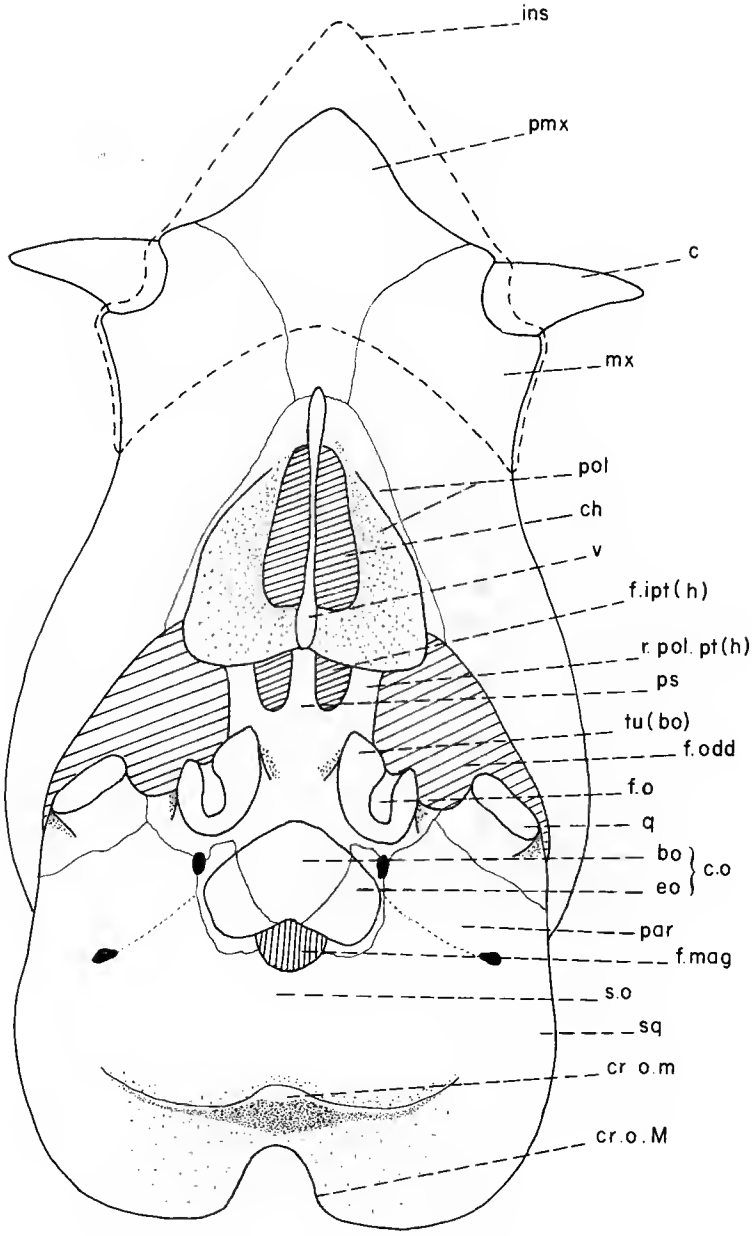


FIG. 3. — Reconstitution du crâne, vue ventrale. Les fenêtres interptérygoïdiennes, bien que laissées en traits pleins, sont hypothétiques.

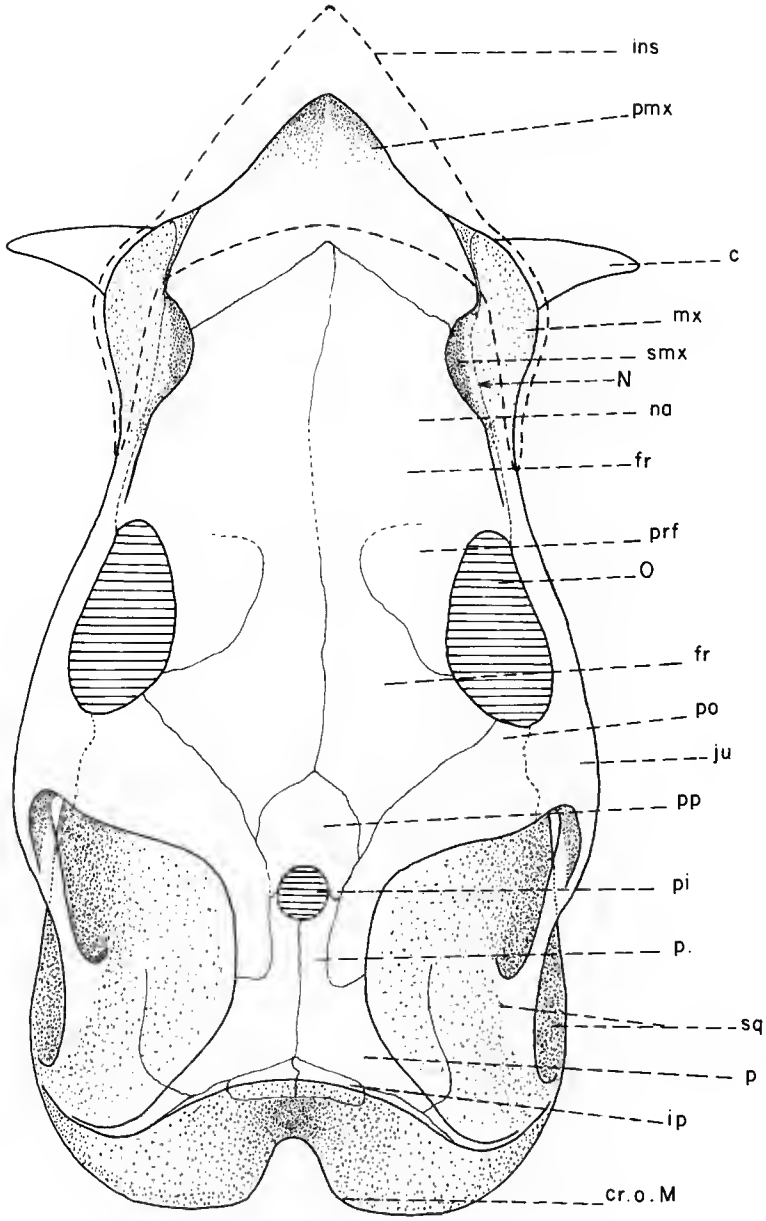


FIG. 4. — Reconstitution du crâne, vue dorsale.

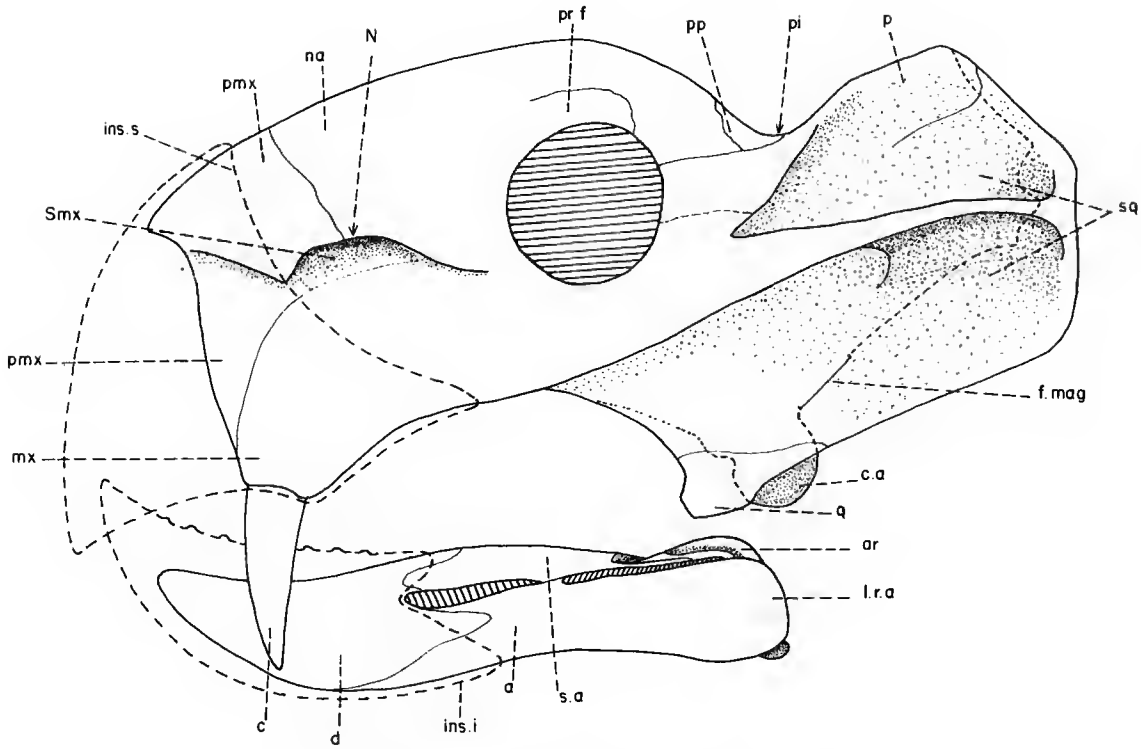


FIG. 5. — Reconstitution du crâne, vue latérale gauche.

1. Pièces crâniennes, mandibule exclue

ALM.280 : Ce crâne est le plus complet de la collection. L'arrière-crâne et le massif facial ont réagi différemment sur le plan mécanique et la zone transversale intermédiaire, celle des orbites, d'une grande fragilité, a été détruite (pl. IV, A, B, C).

— *Arrière-crâne* : La partie basi-crânienne de cette unité est mal conservée, comme les parties les plus latérales du crâne (expansions postéro-externes des squamosaux, arcades zygomatiques) qui, faiblement construites, ont été disloquées et écrasées contre les parois latérales de la boîte crânienne et les expansions ventro-latérales du squamosal. La partie centrale de l'arrière-crâne (crête intertemporale, parties dorsales et médianes, zone périphérique au condyle occipital) est relativement bien conservée, ce qui est probablement dû à sa structure résistante en poutre. Dans l'ensemble, ce massif a mieux résisté à la compression des sédiments que le bloc facial. Il a conservé une symétrie, apparente surtout dans sa partie supérieure.

— *Massif facial* : Si nous l'orientons par rapport au plan sagittal de l'arrière-crâne, le massif facial a : 1) tourné de 30 à 45° environ dans le sens rétro-horaire; il a été couché et

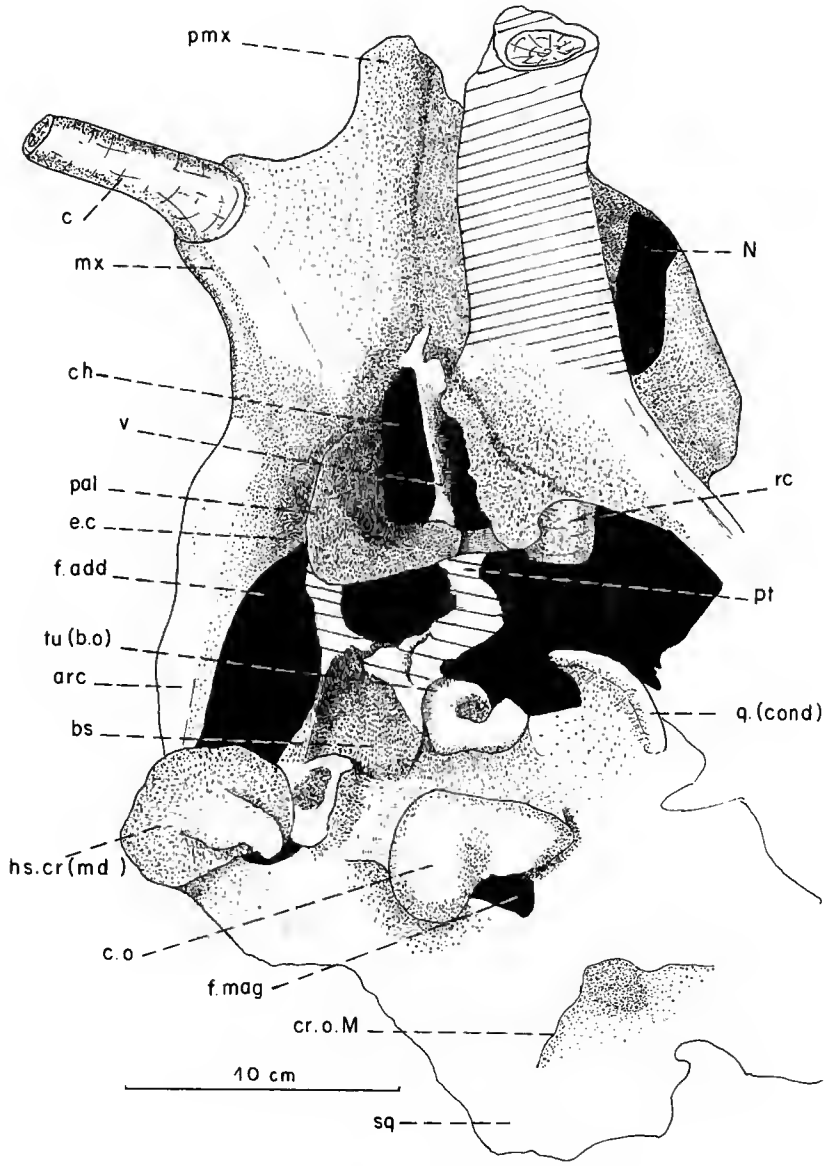


FIG. 6. — Vue interprétative ventrale du crâne ALM.280.

partiellement écrasé sur la gauche; 2) plié transversalement, de surcroît, vers la gauche; la charnière de cette pliure peut être caractérisée ainsi : elle est verticale, située au niveau de l'orbite gauche (ici virtuel). Selon cette charnière, les deux parties du crâne font entre elles un angle de 30° environ.

Les maxillaires ont assez bien résisté à l'écrasement, surtout le droit. Les structures plus hautes (prémaxillaire, nasaux) ont été écrasées, laminées et couchées. Il est difficile de situer précisément les narines dans ce contexte. Les racines dentaires sont en place, quoique déformées. La canine droite est entière.

On retrouve difficilement, et avec doute, quelques millimètres du bord postérieur de chaque orbite.

ALM.281 (pl. V, A, B, C, D) : Presque rien n'est conservé de la moitié gauche du crâne, qui a été laminée. Le maxillaire et la canine droits ont été conservés. La gouttière basisphénoïdale est observable ainsi que les choanes, toutefois collabés, réduits à peu de chose. Le plancher crânien, entre *foramen magnum* et tubers, s'est trouvé télescopé par l'écrasement. Les branches carrées des ptérygoïdes sont observables. Les autres structures arrière-crâniennes sont présentes mais complètement laminées. Elles permettent cependant d'avoir une idée de l'étalement considérable du squamosal, ici en connexion avec les os péri-incombants.

ALM.37 (pl. I, A, F, G) : Extrémité antérieure d'un massif facial, incluant les deux canines et leurs racines. L'individu est de grande taille par comparaison avec les crânes ALM.280 (pl. III, A, B, C, D ; pl. IV) et ALM.281 (pl. V). Cette pièce bien conservée permet l'étude fidèle des maxillaires et prémaxillaire. En vue ventrale, le bord antérieur des fosses choanales est présent. Les canines sont usées. La voûte buccale est nette. La partie antérieure des os nasaux existe, mais ils sont aplatis. Certaines sutures sont décelables.

ALM.36 (fig. 11, 12, 13) : Ce fragment de massif facial inclut des parties de maxillaire et prémaxillaire, palatin et ptérygoïde droit, ainsi que la racine canine incluse dans le maxillaire et

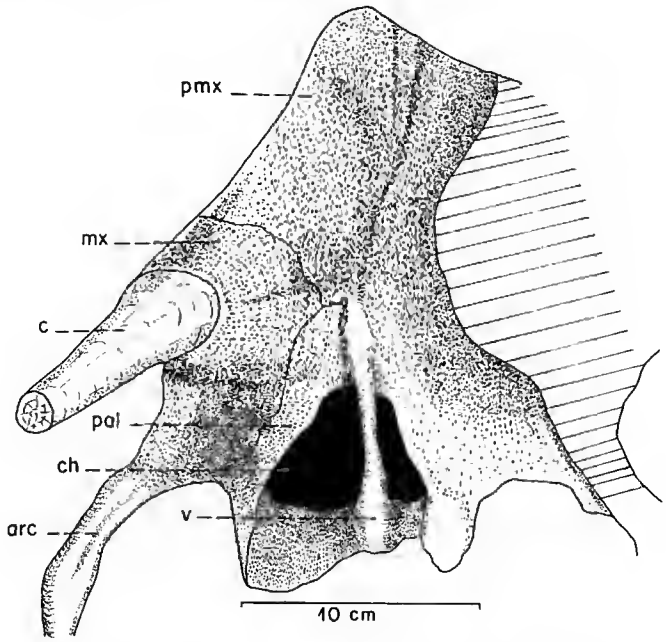


FIG. 7. — Vue interprétative postéro-ventrale du massif facial antérieur ALM.280.

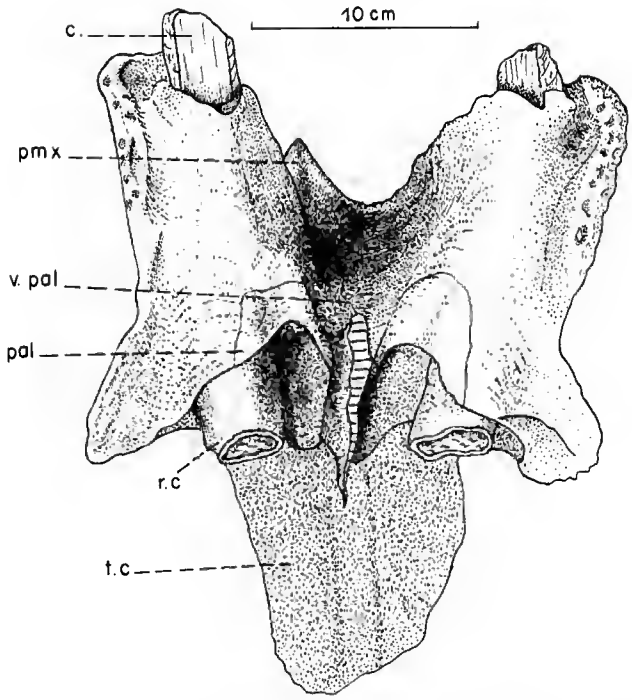


FIG. 8. — Vue interprétative postéro-ventrale du massif facial antérieur ALM.37.

la fosse rétromaxillaire. On peut y observer une partie de la surface d'insertion du bec corné sur le prémaxillaire.

ALM.15 (pl. I, C, D) : Les faces externe et interne de ce maxillaire droit assez bien conservé incluent une canine.

ALM.264 : La conservation de cette extrémité antérieure de maxillaire gauche avec une petite canine en place est mauvaise.

ALM.7 : Pièce similaire mais droite. Le bord inférieur est net.

ALM.8 : Maxillaire droit de gros individu dont la face interne n'a pas été dégagée. La canine est bien conservée.

ALM.9 : Maxillaire droit mal conservé. Sa canine porte une facette d'usure. Par suite d'une effraction osseuse, la racine dentaire est visible dans son parcours alvéolaire.

ALM.10 (pl. I, H, I) : Ce fragment postéro-supérieur de crâne permet l'examen de la crête postpariétale et de la partie supérieure de la face occipitale.

ALM.268 (pl. III, E, F) : Ce fragment d'arrière-crâne inclut condyles et foramen occipitaux, les tubers, les carrés en partie, le supraoccipital et la partie postérieure de la cavité cérébrale.

ALM.11 : Les deux faces de ce fragment de squamosal gauche avec départ de l'arcade zygomatique sont apparentes. Cette pièce a l'intérêt de permettre l'étude du bord postéro-supérieur épaissi de l'os (fig. 26 ; pl. I, J). A la partie supérieure de ce bord existe une facette de synostose.

ALM,12, 13, 39, 267 : Les deux premières pièces sont des squamosaux gauches, les deux autres des squamosaux droits. Toutes les quatre incluent l'insertion de l'arc squamoso-dentaire. Une partie du bord latéro-inférieur du crâne est observable sur trois de ces pièces.

2. Pièces mandibulaires

Nous possédons deux mandibules probablement attribuables à la même forme que les pièces précédentes : *Moghreberia nmachouensis*. Elles proviennent du même gisement et du même niveau fossilifère XIb que les pièces crâniennes caractérisées plus haut. Elles portent les numéros de collection ALM.38 et 80.

ALM,38 (pl. II, A, B, D, E, F, G, H) : L'état de conservation est correct. La netteté de la surface osseuse atteste d'un enfouissement rapide. Mais les extrémités articulaires sont absentes.

ALM.80 (pl. II, I, J, K) : L'état de conservation de la corticale osseuse est mauvais et témoigne probablement d'une exposition aérienne prolongée en saison aride : la surface osseuse est altérée, éclatée, fissurée. L'os est pénétré par la gangue selon un fin réseau de trabécules. La partie symphysaire a été déformée, aplatie par une pression verticale. La branche mandibulaire droite est détériorée dans sa partie supérieure et à l'arrière. En ce qui concerne la branche gauche, il n'y a guère que la partie articulaire qui ait échappé à des détériorations excessives. C'est elle qui a permis la description de cette partie de la mandibule.

La partie la plus incertaine de notre reconstitution concerne les fenêtres, car elles sont toutes incomplètes sur ALM.38, et pratiquement indiscernables, car collabées, sur ALM.80.

IV. DONNÉES MÉTRIQUES SUR LE CRÂNE ET LA MANDIBULE

1. Méthode

Étant donné les déformations considérables subies par le matériel fossile, aucune mensuration fiable n'a pu être effectuée. Une correction a toujours été nécessaire et il faut en tenir compte pour l'appréciation des données métriques qui vont suivre. Les corrections ont été importantes surtout en ce qui concerne les dimensions longitudinales intéressant les massifs facial et arrière-crânien, puisqu'il y a eu déport relatif important de ces deux blocs. Les corrections effectuées ont évidemment tenté d'apprécier l'importance des déformations ou dislocations subies. Si l'on désire effectuer une mesure sur les reconstitutions que nous

proposons, il faut noter que l'on ne retrouvera pas forcément la valeur des chiffres annoncés dans nos mesures directes sur les pièces (voir ci-dessous). En effet, la nécessité d'assurer la cohérence anatomique nous a conduits à opérer une dernière correction lors de la reconstitution.

1. Crâne

Les mensurations effectuées sont exprimées en centimètres.

Deux chiffres sont donnés : A = mesures corrigées (d'après les déformations) du crâne ALM.280 ; B = mesures correspondant à la reconstitution proposée et ramenées à la longueur de ALM.280.

L : Longueur du crâne, de la pointe du prémaxillaire au bord postérieur du condyle occipital : A = 40 ; B = 41,2.

M : Longueur du crâne, de la pointe du prémaxillaire au bord postérieur du toit crânien : A = 50 ; B = 48,6.

N : Longueur du crâne, de la pointe du prémaxillaire au bord postérieur de la crête occipitale moyenne : A = 55 ; B = 55.

l : Largeur de la crête interpariétale : A = 6,5 ; B = 6,3.

m : Largeur maximale du crâne : B = 28,3.

p : Longueur de la face palatine du prémaxillaire : B = 13,4.

3. Mandibule

Nous avons pu obtenir pour cette pièce des valeurs plus fiables que celles relatives au crâne. Elles sont exprimées en centimètres.

Ml : Longueur latérale gauche de ALM.80 : 34.
Ms : Longueur sagittale estimée de ALM.80 : 30.
Ar : Largeur estimée entre les deux processus rétro-articulaires de ALM.80 : 28.
Hs : Hauteur maximale de la symphyse de ALM.38 : 8.
ls : Largeur de la symphyse de ALM.38 : 5.
Har : Hauteur estimée au niveau de l'articulation de ALM.80 : 6.
Sy : Longueur de la symphyse de ALM.38 : 11.
Angle d'ouverture des deux branches rétrosymphysaires : environ 60°.

4. Indices crâniens utilisables

Les indices utilisés correspondent à certains de ceux transcrits par Camp et Welles (1956). Nous les mettons ici en parallèle avec les valeurs de ces indices chez quelques genres que nous jugeons métriquement les plus proches de la forme marocaine. En ce qui concerne *Placerias gigas*, nous avons calculé les indices en partant de la nouvelle reconstitution faite par Cox (1965).

Rappelons que ces valeurs indicielles correspondent aux rapports métriques indiqués en première colonne, multipliés par 100.

INDICES	*Moghreb.*	*Placer.g.*	*Stahlec.p.*	*Kann.vanh.*	*Daptoc.l.*
N/Ms	183	174	134	149	112
N/m	194	117	91/81	115/142	150
N/L	137	115	120/126	126/113	117
N/p	410	275	276/310	310/350	264
N/l	873	390	517/500	1000/870	920

On constate que, métriquement, c'est probablement de *Kannemeyeria* que se rapproche le plus la forme marocaine. Néanmoins, ce constat n'est probablement pas très significatif.

V. ANATOMIE DU CRÂNE (MANDIBULE EXCLUE)

Deux états de faits compliquent l'étude de la reconstitution de l'anatomie : le mauvais état de conservation du matériel et la variabilité de la morphologie en fonction du stade de croissance.

Les structures osseuses sont rarement observables. Il a été plus aisé de les retrouver dans l'arrière-crâne que dans le massif facial.

1. **Massif facial**

COMPOSITION ET STRUCTURE SCHÉMATIQUE

Nous conviendrons de décrire dans cette unité les structures suivantes : prémaxillaire et maxillaires, canines, septomaxillaires, nasaux, vomers, palatins.

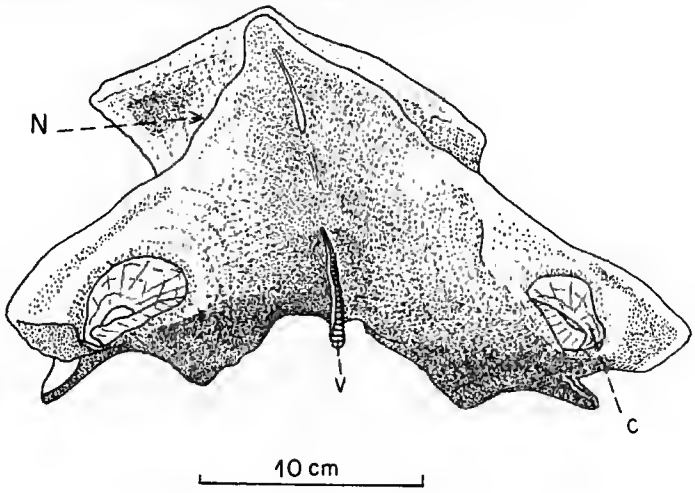


FIG. 9. — Voûte buccale, d'après le spécimen ALM.37.

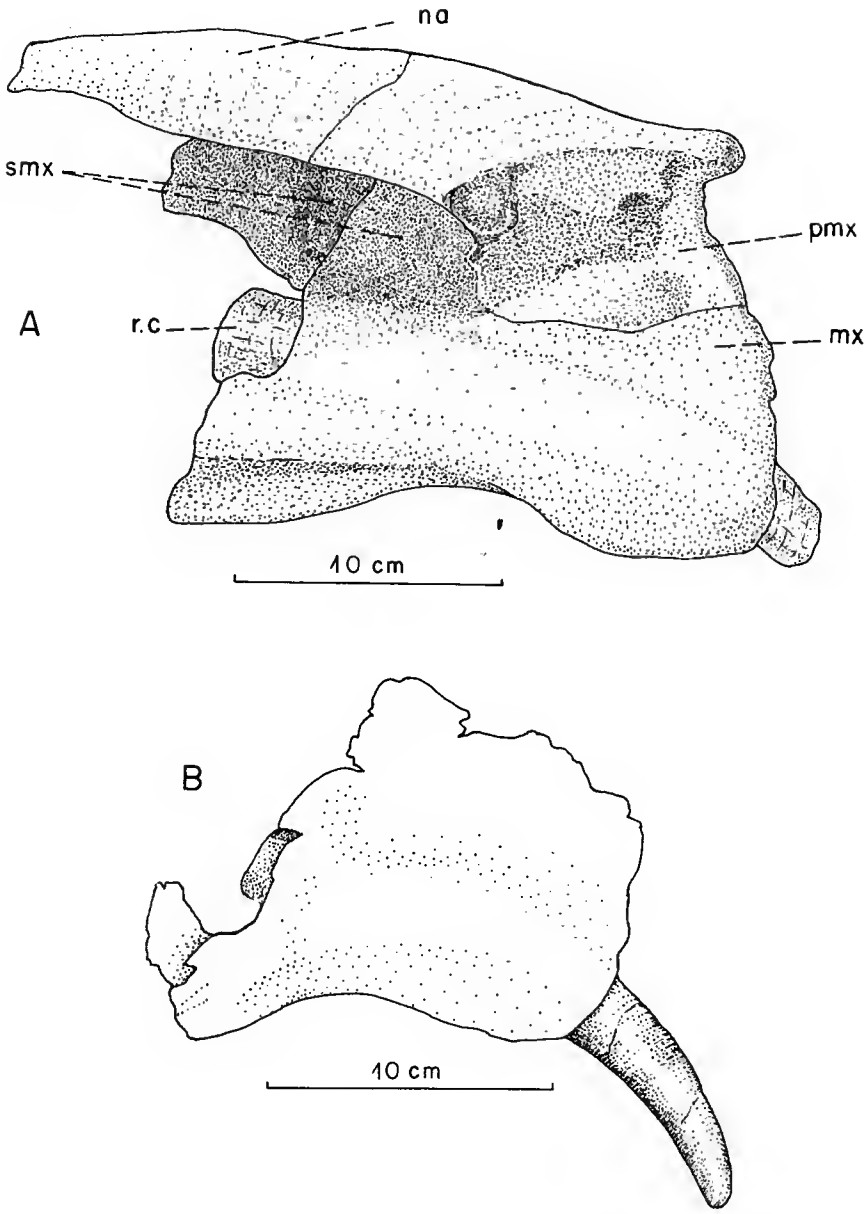


FIG. 10. — A, vue latérale droite du massif facial antérieur ALM.37 : intrusion de la racine canine dans la fosse rétro-maxillaire; B, vue latérale de la pièce ALM.15 : intrusion de la racine canine dans la fosse rétro-maxillaire.

Il est possible de se représenter le massif facial comme la superposition de deux voûtes ogivales :

— L'étage inférieur est constitué principalement par les maxillaires et le prémaxillaire. Il peut être schématisé par un dièdre s'ouvrant vers le bas et dont l'arête est inclinée, dirigée du bas et de l'avant vers le haut et l'arrière (fig. 6, 8, 9; pl. I, F).

— L'étage supérieur coiffe le précédent. Il est constitué par les os nasaux qui forment une plaque losangique transversale dont la partie antérieure se replie sur l'arête dorsale du dièdre caractérisé plus haut.

Le dièdre des maxillaires constitue la cavité buccale. Il est fermé en arrière par un diaphragme osseux partiel qui le sépare des espaces rétromaxillaires. Ces derniers, pairs, sont schématiquement des parallélépipèdes séparés l'un de l'autre par la lame vomérienne (fig. 8 et 9).

DESCRIPTION ANATOMIQUE

a — *Maxillaires et prémaxillaire*

Nous prendrons comme pièces de référence principales les spécimens ALM.37 et ALM.15. Ils forment les murailles de la cavité buccale, haute et profonde.

— *Face externe :* La partie antérieure du massif facial se présente schématiquement comme un rectangle dont les grands côtés sont inférieur et supérieur, les petits côtés antérieur et postérieur (fig. 10; pl. I, A à E). Sur ALM.280 s'observe l'ancrage antérieur de l'arcade maxillo-squamosale, situé très bas, le bord inférieur du maxillaire se prolongeant par celui de l'arcade (pl. III, A; IV, A).

— *Face interne :* Son relief est irrégulier, granuleux là où devait s'insérer le bec corné. Dans ses deux tiers inférieurs, l'os se moule sur la racine de la canine. Aussi, la partie inférieure de la paroi buccale est-elle assez épaisse, en particulier chez les individus les plus grands. La voûte buccale a une forme ogivale à sommet supérieur. La paroi de cette voûte est constituée dans sa partie supérieure par le prémaxillaire (pl. I, G; IV, B).

— *Bord inférieur :* Relativement tranchant, il dessine une convexité vers le bas. Il est tuberculé, relief qui est dû à l'ancrage du bec corné. Plus en arrière, il dessine une concavité vers le bas, puis, à la hauteur de la fenêtre palatine, c'est-à-dire à la hauteur de l'espace rétromaxillaire, là où s'amorce l'arcade « zygomatique », ce bord inférieur s'infléchit de nouveau vers le bas (pl. I, A; IV, A).

— *Bord supérieur :* Il est constitué par la suture avec les os nasal et septomaxillaire en arrière, par la ligne de faîte du prémaxillaire en avant (pl. I, A; IV, A).

— *Relation prémaxillaire-maxillaires :* Elle peut être observée sur la tranche de cassure antérieure de la pièce ALM.36 (fig. 11 et 13). Le prémaxillaire coiffe en pince le maxillaire. Il envoie une lamelle interne très bas, jusqu'à la hauteur de la section de la racine dentaire et une autre, plus petite, du côté externe. Les tracés de sutures se voient difficilement sur d'autres pièces osseuses où ils intéressent les parties gauche ou droite du massif facial (fig. 10 et 14). Ce mode de relation maxillaire-prémaxillaire fait que le dièdre de la voûte buccale est essentiellement constitué par le prémaxillaire, dont une languette interne s'étend en arrière jusqu'au voisinage de la racine canine.

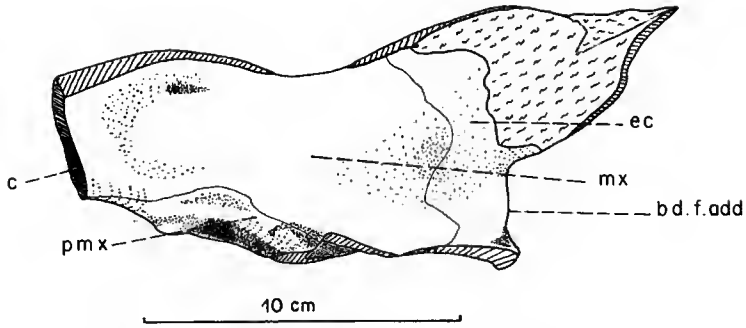


FIG. 11. — Fragment de mâchoire droite ALM.36, vu de dessous.

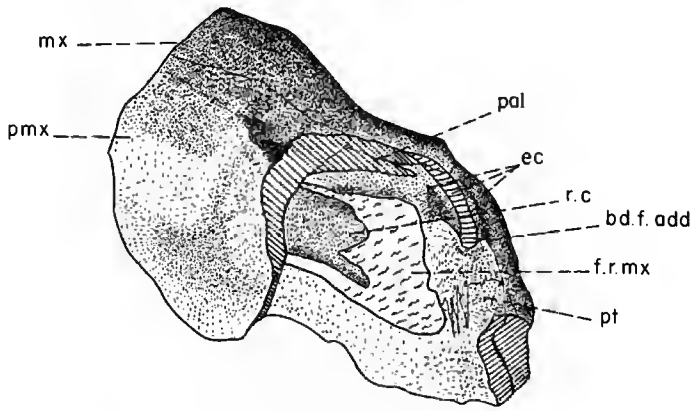


FIG. 12. — Fragment de mâchoire droite ALM.36, vu de l'arrière et de l'extérieur.

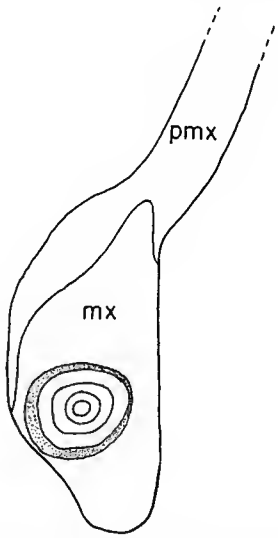


FIG. 13. — Coupe de la paroi latérale du massif facial antérieur ALM.36. La racine de la canine est en place dans son alvéole.

— *Insertion du bec corné :* Les limites de cette insertion, déterminées d'après l'existence d'aspérités osseuses, ne peuvent être qu'hypothétiques. Il semblerait que le bec corné se soit inséré sur une grande partie de l'ogive osseuse buccale (fig. 1 à 5; pl. I, A, G). Des granulations d'insertion sont en effet visibles sur la face interne du bec osseux, à la hauteur et au-dessus du renflement de l'alvéole dentaire, sur la surface du prémaxillaire également (ALM.36 et ALM.15).

L'extrémité antérieure des prémaxillaires a été mal conservée sur tous les spécimens, sauf ALM.37. Sur cette dernière pièce, provenant d'un crâne de grande dimension, l'extrémité antérieure du prémaxillaire est approximativement sur la même transversale que les orifices de sortie des canines. C'est là, cependant, une assertion à considérer avec prudence, dans la mesure où l'orientation d'une pièce fragmentaire est parfois difficile à assurer.

b — *Canines, problème des facettes d'usure*

On peut y distinguer deux parties : l'une intra-alvéolaire, presque rectiligne, l'autre extra-alvéolaire et antérieure, le plus souvent courbe.

De grandes variations existent, en fonction des individus, et surtout des stades de croissance (pl. I, A à G).

— *Stades de croissance les plus jeunes*

Des dimensions dentaires qui vont croissant sont observables sur les spécimens ALM.264, 7, 15, 8. Nous pouvons considérer qu'ils sont de plus en plus tardifs. Pointue chez ALM.264, la dent a tendance à s'émousser chez les individus des trois autres stades ultérieurs, sans pour autant présenter de facettes d'usure. La section transversale de la dent y est ovalaire. Le grand axe de cette section est parallèle au plan de l'hémi-mâchoire correspondante (maxillaire plus prémaxillaire) qui fait environ 40° avec le plan sagittal du crâne.

Chez ALM.9 et 37 un caractère important est l'existence d'une facette d'usure inféro-interne qui coupe le fût dentaire en biseau. Il s'agit de stades de croissance plus avancés que les précédents.

Quant à ALM.9, à cause de son mauvais état de conservation, il est difficile de préciser entre quels autres stades de croissance il est possible de l'insérer. Par l'importance de sa facette d'usure, il vient juste avant ALM.37, individu probablement beaucoup plus âgé si l'on en croit ses dimensions, et dont les canines sont très usées. D'après le diamètre du collet de sa canine, ALM.9 se place entre ALM.15 et ALM.8. Ce constat est intéressant car il peut évoquer deux événements différents : soit il y a eu rupture de la dent, chez ALM.9, puis patine de la tranche de cassure par l'usage, soit il y a eu usure réelle, ce qui est l'explication la plus probable. Mais en ce cas, une autre question surgit lorsque l'on observe sur ALM.8, individu de plus grande dimension que ALM.9, une dent parfaitement conservée ne présentant pas de facette d'usure. Pourquoi cette différence? Faut-il envisager une possibilité de remplacement dentaire? ALM.8 correspondrait alors à un individu venant d'effectuer un remplacement dentaire. Mais rien ne vient étayer cette hypothèse et aucune dent de remplacement, *in situ* dans le maxillaire, n'a jamais été observée sur aucun des spécimens dont nous disposons.

Une autre observation mérite considération. C'est celle du spécimen ALM.37. Sur cet individu de grande dimension, les dents sont de diamètre important. Leurs racines saillent de 3 à 4 cm dans l'espace rétro-maxillaire (au niveau de l'emplacement de la fenêtre palatine). La partie extra-alvéolaire de la dent est courte, biseautée, le biseau d'usure s'étendant même jusque dans l'alvéole, ce qui, à priori, n'est pas compréhensible. En fait, une épaisseur de

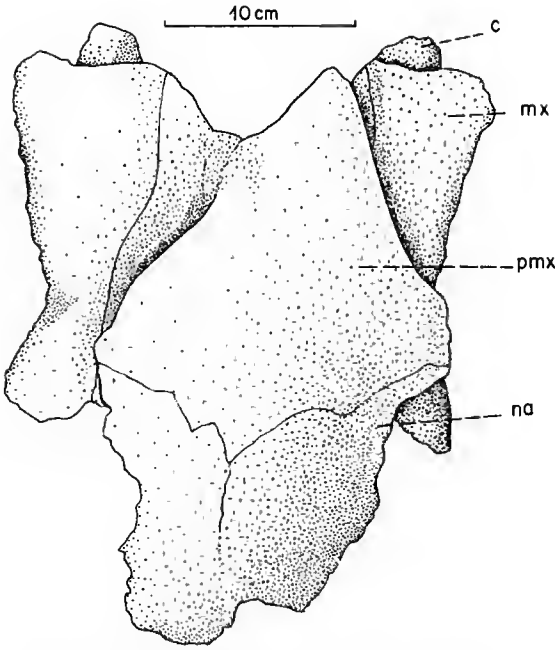


FIG. 14. — Massif facial ALM.37, vu de dessus.

gangue non négligeable existe entre la dent et la paroi alvéolaire. Il est donc évident que les dents du spécimen ALM.37 ont glissé vers l'arrière dans leurs alvéoles après la réduction cadavérique. C'est un argument de plus en faveur du séjour de ces os à l'air libre pendant une longue période. La couronne de chaque dent était plus longue de 4 à 5 cm sur l'animal vivant.

En ce qui concerne le spécimen ALM.36, sans que l'on puisse l'affirmer étant donné son état fragmentaire, il n'est pas impossible qu'un glissement intra-alvéolaire comparable de la dent vers l'arrière ait eu lieu.

— *Stades de croissance tardifs*

On observe une importante facette d'usure postéro-interne des canines chez les individus les plus grands (pl. I, G; fig. 8 et 9).

CAMP et WELLES (1956) ont évoqué un rôle de fouissage des canines (recherche de rhizomes). CRUIKSHANK (1978) a repris en détail le problème du mode de nutrition des Dicynodontes et rappelle que WATSON (1960 : 184) avait discuté la signification des facettes d'usure. Il les attribuait au frottement contre le bec corné de la mandibule.

L'examen attentif de l'anatomie fait en effet douter de la valeur de l'hypothèse selon laquelle les canines auraient pu servir à l'extraction de rhizomes riches en protéines végétales; en effet :

— les poutrelles osseuses de transmission des poussées venant de la région cervicale sont très faibles;

— lorsque mandibule et mâchoires supérieures étaient en occlusion, il paraît probable que les canines usées dépassaient très peu ou pas du tout le plan inférieur de la mandibule. Les

facettes d'usure regardaient en effet vers l'intérieur, c'est-à-dire vers la face externe de la mandibule qui est du reste marquée par une ensellure là où passait chaque canine. Certes, l'usure peut s'expliquer par le frottement contre la mandibule cornée, mais elle peut également avoir une cause plus radicale. Dans le sectionnement des tiges ou frondes riches en silice (Équisétales, par exemple), les dents auraient pu faciliter la pliure et le cisaillement de ces tiges par le bec corné en rabattant et fixant la partie extra-buccale des végétaux vers le bas. La facette d'usure correspondrait au contact de la dent avec les végétaux. Ce type d'explication permet de mieux comprendre la justification fonctionnelle du processus caniniforme chez les genres dépourvus de canines.

c — *Os nasaux*

Leur interprétation est très imprécise tant ils ont été déformés, ce qui est dû à leur minceur et à leur grande extension. Le côté gauche de ALM.281 permet toutefois une estimation des volumes et plans osseux (pl. V, B).

Les os nasaux formaient probablement un dôme, galbé dans le sens sagittal comme dans le sens transversal. En avant, ils se pinçaient un peu vers la ligne médiane pour prendre appui sur les structures maxillaires. En arrière, en toit de tente, ils faisaient transition au toit crânien s.s. (préfrontaux, frontaux, etc.). Sur ALM.281, on observe une solution de continuité, mais l'état du spécimen ne permet pas la reconstruction exacte. Les nasaux portaient des expansions latérales en auvents au-dessus des ouvertures narinales.

d — *Septomaxillaires*

Aucune suture franche ne permettant de les matérialiser, leurs situations, formes, limites sont hypothétiques (fig. 4, 5, 10; pl. I, F, G). Ce petit os lamellaire dessinerait un copeau au-dessus de la racine de la canine. Il serait ancré, du côté interne sur le vomer, du côté externe sur la paroi interne du maxillaire.

e — *Vomers*

Sur ALM.37 ce sont deux lames coalescentes selon un plan sagittal et séparant les deux fosses choanales. L'angle postéro-inférieur de la lame vomérienne marque la liaison des vomers avec les os sphénoïdes. A l'opposé, la partie antéro-ventrale de l'os marque la limite postérieure de la cavité buccale, entre les parties antérieures des deux palatins. La suture des deux lames vomériennes affrontées se voit sur le bord postéro-supérieur de leur lame double. Elle ne se voit pas à l'avant, sur le bord de la lame saillant dans la cavité buccale (fig. 8 et 9).

f — *Palatins*

Ce sont deux lames annulaires, non fermées du côté interne, où elles s'affrontent antérieurement par l'intermédiaire des vomers (fig. 3, 7, 8, 15) qu'elles prennent en tenaille. Vers l'extérieur et l'arrière, elles forment la margelle des choanes.

— *Partie antérieure :* En vue ventrale, la partie antérieure de chaque palatin se présente comme une lunule formant le fond de la cavité buccale osseuse, de chaque côté de la lame vomérienne (fig. 8; pl. I, G; IV, B). La partie interne de cette lunule ferme du côté antéro-interne, avec les vomers, la fosse choanale. Cette partie interne des palatins est plus dorsale que le reste de ces os (fig. 12). Sur le spécimen ALM.37, on voit leur partie antérieure s'appuyer sur la lame vomérienne et, plus latéralement, envelopper la racine canine du côté interne de la fosse rétro-maxillaire (fig. 8 et 12).

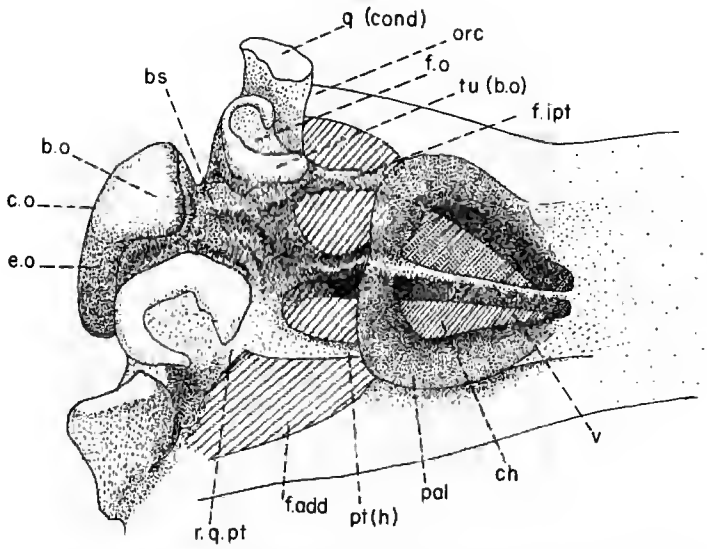


FIG. 15. — Représentation semi-analytique des structures de liaison palatines, *reconstituées*, entre massif facial antérieur et massif crânien. L'échelle de la base arrière-crânienne et des choanes est correcte. Par contre, la longueur des fenêtres interptérygoïdiennes et des fosses des adducteurs sont de longueurs *très exagérées*. L'existence même des fenêtres interptérygoïdiennes, bien qu'en traits pleins ici, n'est pas certaine.

— *Partie externe et postérieure :* En arrière et plus ventralement que la racine canine, elle se déroule en margelle de puits autour de la fosse choanale, se referme avec son homologue hétéro-latérale sur l'extrémité postérieure des vomers, sagittalement. Cette margelle constituée par chaque palatin tend à s'évaser vers l'extérieur et le bas, surtout dans sa partie postérieure.

2. Structures de liaison entre massif facial et arrière-crâne

Observation générale

C'est ce qu'il y a de plus conjectural dans notre reconstitution que nous caractérisons maintenant. En effet, par « structures de liaison » nous désignons les poutrelles ou lames osseuses arrière-palatines, tectales et latéro-crâniennes assurant la liaison mécanique entre massif facial et arrière-crâne. Elles posent les mêmes problèmes car elles se sont comportées comme un tout lorsque le crâne s'est cassé en deux unités avant enfouissement (probablement) puis pendant la fossilisation. Ces structures sont, chez les Dicynodontes en général et chez *Moghreberia* en particulier, plus fragiles que chez la plupart des autres Reptiles, même herbivores. Une disposition particulière aux Dicynodontes est la projection de l'articulation crânio-mandibulaire et de l'appareil manducateur, comme isolé et appendu à l'avant d'une boîte péri-encéphalique.

Ptérygoïdes

— *Rameau palatin :* Seule son extrémité antérieure peut être observée, sur la pièce ALM.36 (fig. 12).

— *Corps et rameau carré :* Entre l'arrière de la margelle choanale et les structures sphénoïdiennes de ALM.280, ne s'observent que des os écrasés (fig. 6, 15; pl. IV, B). Plus en arrière et sur le côté droit du crâne ALM.280, on distingue une étroite poutrelle ptérygoïdienne laminée qui atteint l'os carré. ALM.281, probablement intact au moment de l'enfouissage, a été écrasé d'un seul tenant pendant la fossilisation. Il permet de constater que le rameau carré du ptérygoïde était un peu plus large, un peu moins fragile que l'examen de ALM.280 peut le laisser supposer.

— *Fenêtres ptérygoïdiennes :* Il est impossible d'affirmer qu'elles existaient, ne serait-ce que sous forme vestigiale.

— *Ectoptérygoïde :* Son territoire a été indiqué sur les figures 6, 11, 12.

LIAISONS TECTALES

Nasaux, préfrontaux et partie antérieure des frontaux sont détruits ou mal conservés sur les deux crânes. La reconstitution est donc hypothétique (fig. 1, 4, 5, 16).

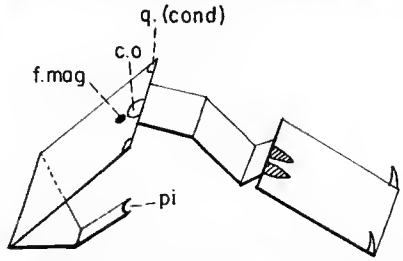


FIG. 16. — Vue diagrammatique simplifiée montrant les articulations et angles des principaux plans palatins et arrière-crâniens.

ARCADES MAXILLO-SQUAMOSALES, DITES ZYGOMATIQUES

Elles sont constituées principalement par une apophyse du maxillaire en avant et en bas, une apophyse du squamosal en arrière et en haut (fig. 4 et 5). L'apophyse maxillaire se détache du massif facial à la hauteur de la choane en lamelle verticale large qui se rétrécit vers l'arrière du crâne avant de s'élargir de nouveau pour s'insérer sur la plaque basale du squamosal. Les lacrymaux, jugaux, postorbitaires, mal observés sur les deux crânes, participent en principe à la construction du bord supérieur de l'arcade dans sa partie moyenne, à la hauteur de l'orbite.

3. Toit crânien

Il est constitué par les os frontaux, lacrymaux, jugaux, postorbitaires et pariétaux.

ÉCAILLE FRONTO-PARIÉTALE

a — *Face supérieure*

Ce qui en reste a pu être étudié sur ALM.280 (pl. III, G; fig. 17).

Située en avant du trou pariétal, cette plaque triangulaire semble ne pas avoir subi de déformations majeures. Assez régulièrement galbée, elle est convexe vers le haut. Ses bords

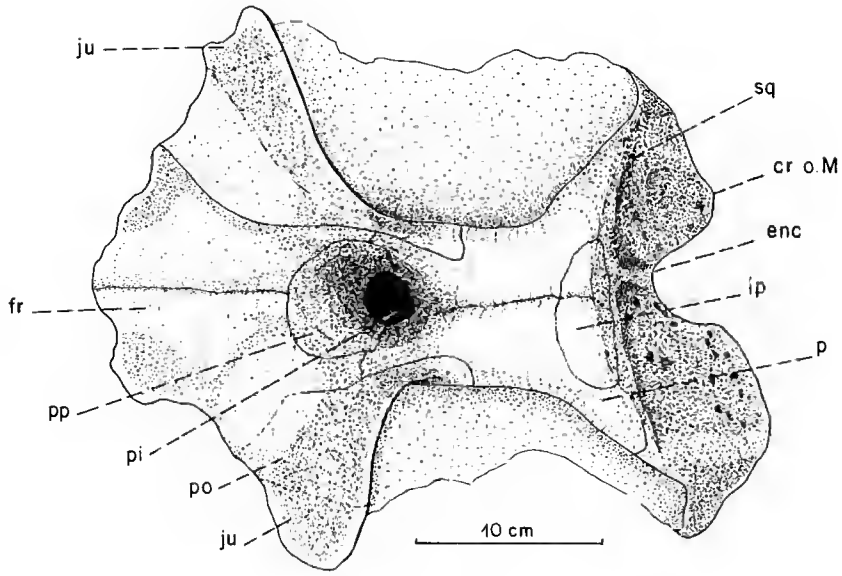


FIG. 17. — Massif arrière-crânien, vu de dessus. D'après ALM.280.

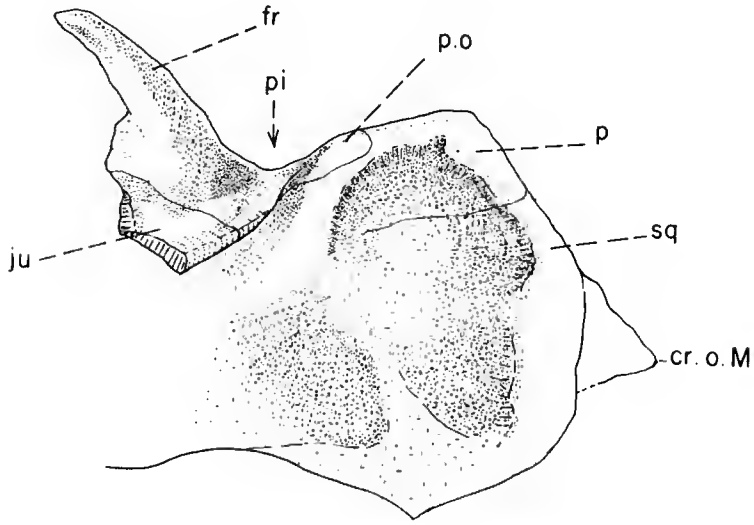


FIG. 18. — Schéma analytique du fond de la fosse temporale gauche, arcades squamoso-maxillaires réséquées.

postéro-latéraux forment les bords antérieurs des fenêtres temporales, bords constitués en arrière par les os jugaux et postorbitaires. Leurs limites ne sont pas certaines. De légères stries d'insertion affectent le bord postérieur de l'écaille (fig. 17, 18). Les bords antéro-latéraux de l'écaille constituaient probablement les bords postéro-internes des orbites. Quelques centimètres de ce bord sont probablement présents sur ALM.280 (pl. III, B, G; IV, A). Le plan des orbites devait être disposé à 45° environ par rapport au plan sagittal du crâne.

Le préfrontal n'est pas visible, le prépariétal forme la muraille antérieure du puits pariétal. De part et d'autre de ce dernier la limite antérieure du pariétal se distingue bien.

D'après l'observation de ALM.280, on peut penser que l'écaille fronto-pariétale devait se raccorder latéralement au bord supérieur de l'arcade zygomatique, aux environs de l'union du tiers moyen et du tiers postérieur de l'arcade.

b — *Face inférieure*

La face inférieure de l'écaille fronto-pariétale (fig. 19; pl. III, B) est marquée par deux nervures osseuses latérales convergeant vers le bas, et situées probablement dans le territoire des postorbitaires, ou à la partie externe des frontaux. Entre ces premiers piliers, encadrant une cuvette oblongue qui déprime la face inférieure du prépariétal, existent deux autres nervures ou piliers osseux. Ils divergent un peu vers le haut et l'avant. Sur la face antérieure de la paroi antérieure du puits pariétal, s'insère une lame osseuse sagittale qui est reliée par des lames osseuses aux piliers internes déjà décrits. Ces dernières paraissent parallèles au toit crânien, ménageant avec lui des sortes de sinus étroits dont la signification nous est inconnue (fig. 19; pl. III, B). Ils débouchent antérieurement dans la cuvette oblongue décrite.

Cavité pinéale

Elle est limitée : en avant par le prépariétal; en arrière par les pariétaux, recouverts latéralement par les processus postérieurs des postorbitaires; latéralement, en profondeur, par les os pariétaux, et latéralement, en surface, par les processus postérieurs des frontaux et postorbitaires.

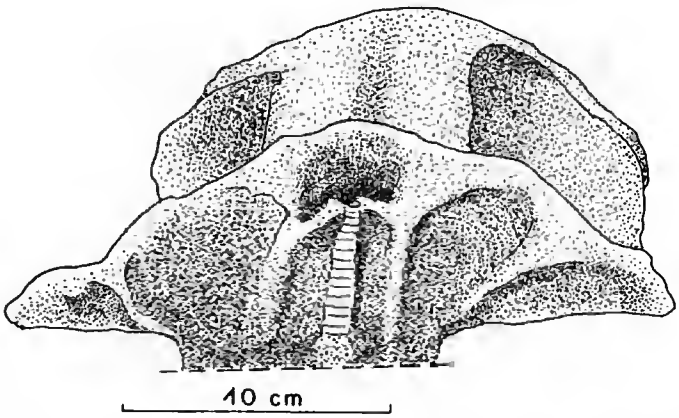


Fig. 19. — Face inférieure de l'écaille frontale en vue antérieure. A l'arrière-plan, on devine l'ensellure pinéale, la crête pariétale et les structures arrière-crâniennes. D'après ALM.280.

JUGAL

Nous avons vu que sur ALM.280 ne subsiste plus de chaque côté qu'une partie du bord postérieur de l'orbite, et aucune des pièces dont nous disposons n'a conservé intacte la région d'attache de l'arcade squamoso-jugo-dentaire. De ce fait, il est impossible de préciser les contours du jugal, sinon en le recherchant au niveau de l'ancrage de l'arcade sur le toit crânien (partie latérale de l'écaille fronto-pariétale). Sur la pièce ALM.280 le jugal est vraisemblablement présent à l'extrémité latérale de cette écaille (fig. 18, 19; pl. III, G).

POSTORBITAIRE

La pièce ALM.10 peut aider à reconstituer la partie postérieure des postorbitaires (fig. 21; pl. I, I). En arrière du trou pariétal, le toit crânien est différencié chez les Dicynodontes en une muraille sagittale plus ou moins épaisse (constituée par les pariétaux), se poursuivant en contrebas et latéralement par deux grandes ailes déprimées divergeant vers le bas et l'avant (fig. 17, 18, 20, 21; pl. III, G). Ces surfaces déprimées, au-dessus desquelles passaient en pont les arcades squamoso-jugo-dentaires, servaient d'attache aux puissants muscles adducteurs de la mandibule. Chez *Moghreberia*, la partie antérieure de la crête pariétale, juste en arrière du trou pinéal, est déprimée par trois gouttières parallèles longitudinales; c'est ce que l'on observe sur le spécimen ALM.10 (fig. 20). Par comparaison avec ALM.280, où les gouttières latérales ne sont pas visibles, on peut estimer qu'elles correspondaient aux logements d'insertion des processus postérieurs des postorbitaires. La gouttière médiane aurait pu correspondre à l'insertion d'un interpariétal antérieur dont les sutures seraient indécelables sur ALM.280. Rien ne permet d'étayer cette hypothèse.

PARIÉTAUX

Ce sont deux éléments en forme de quadrilatère qui, grossièrement caractérisés, s'affrontent en toit de tente selon leurs côtés supérieurs. Chez *Moghreberia*, cette partie coalescente supérieure des deux pariétaux est relativement large par rapport à ce qui est observé chez d'autres Dicynodontes : 4,5 cm chez ALM.10 pour une longueur d'environ 10 cm. Le bord postérieur de chaque pariétal longe le bord postérieur et postéro-latéral de l'arrière-crâne, se suturant : en haut avec le postpariétal, plus bas et latéralement avec le supraoccipital (fig. 20, 21), ce contact étant visible lorsque le squamosal ne recouvre pas le pariétal. En bas et en avant, les limites du pariétal ne sont que conjecturales car toutes les pièces sont ici profondément érodées.

Au niveau de la crête crânienne sagittale, l'os est épaissi. Plus bas, il est lamellaire. Il semblerait qu'il soit recouvert par la lame basale du squamosal dans sa partie supérieure. Nous avons vu que ces flancs de l'arrière-crâne étaient déprimés en cuvettes, divergeant vers le bas et l'avant en faisant un angle de 30 à 40° avec le plan sagittal du crâne.

POSTPARIÉTAL OU INTERPARIÉTAL

Sur ALM.10, il est de forme triangulaire et constitue, en vue postérieure, la partie supérieure de la face occipitale. En vue supérieure, il forme le bord postérieur de la crête pariétale (toit crânien) et l'angle postéro-supérieur de la fosse temporo-squamosale (fig. 20, 21).

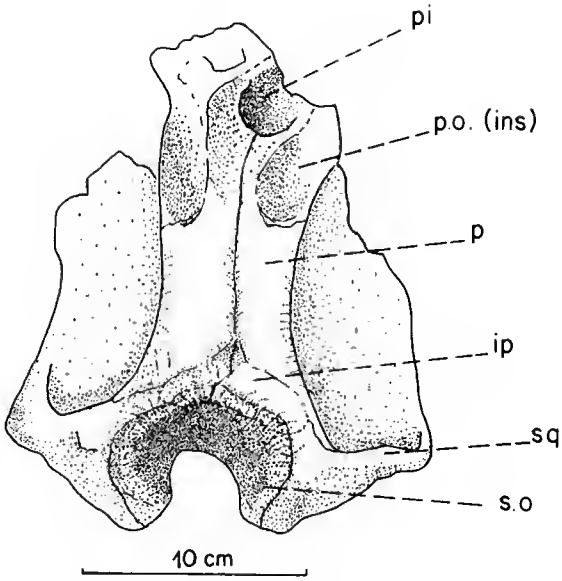


FIG. 20. — Massif arrière-crânien en vue dorsale montrant les insertions des postorbitaires. D'après ALM.10.

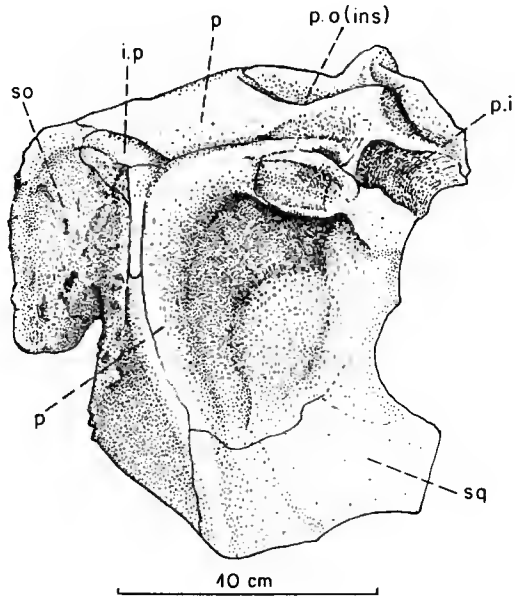


FIG. 21. — Trièdre des plans pariétaux, pariéto-squamosaux, occipitaux. D'après ALM.10.

4. Arrière-crâne

Généralités

La partie occipitale du crâne est constituée par deux plans. Le plan supérieur (au-dessus de la crête occipitale moyenne) fait un angle de 100° avec la ligne de faîte pariétale (fig. 16, 22). Le plan inférieur, de la crête occipitale moyenne à la ligne transversale passant par le condyle occipital et les tubers, inclut le *foramen magnum*. Ce plan est sensiblement parallèle à la ligne de faîte pariétale. Cette unité englobe pour nous les ossifications suivantes : exoccipital, supraoccipital, basioccipital, opisthotique, squamosal.

Supraoccipital

Il constitue l'essentiel des plans supérieur et inférieur de la face occipitale au-dessus de l'orifice occipital (*foramen magnum*) (ALM.10, ALM.268, ALM.280 ; fig. 21, 22, 23 ; pl. I, H et III, C et D). L'examen de la pièce ALM.280 permet de compléter les connaissances que nous apportent les pièces ALM.10 et ALM.268. La partie transversale moyenne de ALM.268 est cependant mal conservée.

Une des caractéristiques anatomiques de *Moghreberia* est la forte « crête occipitale majeure » du supraoccipital, s'étendant transversalement entre l'orifice occipital et le prépariétal (fig. 2, 22, cr.o.M). Elle est entaillée par une encoche médiane profonde. Une deuxième crête, la « crête occipitale mineure » (cr.o.m) s'étend transversalement entre celle qui vient d'être décrite et le trou occipital. Elle est moins saillante que la première (ALM.280). On peut émettre deux hypothèses quant à la signification fonctionnelle de ces crêtes et des échancrures qu'elles présentent :

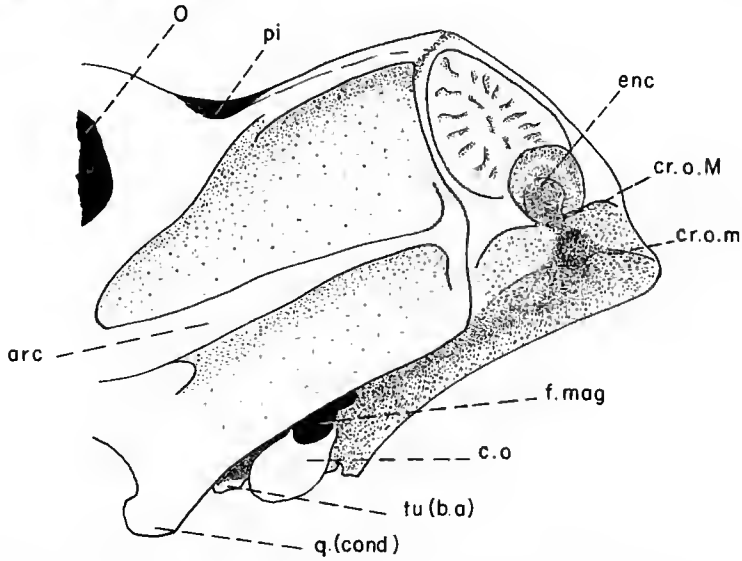


Fig. 22. — Reconstitution analytique des structures arrière-crâniennes. Vue à la fois de dessous, de l'arrière et du côté gauche.

1) elles servaient d'insertion aux muscles redresseurs de la tête;

2) corrélativement, dans les mouvements de redressement, d'extension céphalique de forte amplitude, la partie supérieure des apophyses épineuses des premières vertèbres dorsales pouvait se loger dans les échancrures des crêtes (on tient compte, là, du surplomb important de la partie antérieure du rachis par l'arrière-crâne).

Remarque : L'organisation en dièdre à arête transversale des structures crâniennes d'insertion des muscles redresseurs du crâne conduit à supposer que le plan inférieur du dièdre correspondrait aux insertions des muscles redresseurs courts, insérés sur les premières vertèbres, tandis que le plan supérieur correspondrait aux insertions des muscles s'insérant plus caudalement et trouvant un bras de levier favorable lorsque le crâne était déjà partiellement redressé.

Exoccipital

Les limites de l'exoccipital sont assez bien circonscrites sur ALM.268 (pl. III, F; fig. 23). Les exoccipitaux constituent les parties supéro-externes du condyle occipital, envoient vers le haut et latéralement des processus constituant la marge externe du trou occipital. Ils circonscrivent les orifices des nerfs vagues.

Basioccipital

On l'observe aisément sur le spécimen ALM.268. Il constitue la partie inférieure et centrale du condyle occipital (fig. 23). En vue postérieure, cette partie du condyle a une forme losangique. En avant du trou occipital, donc ventralement, le basioccipital participe à l'espace intertubérien. La suture avec le basisphénoïde est indiscernable.

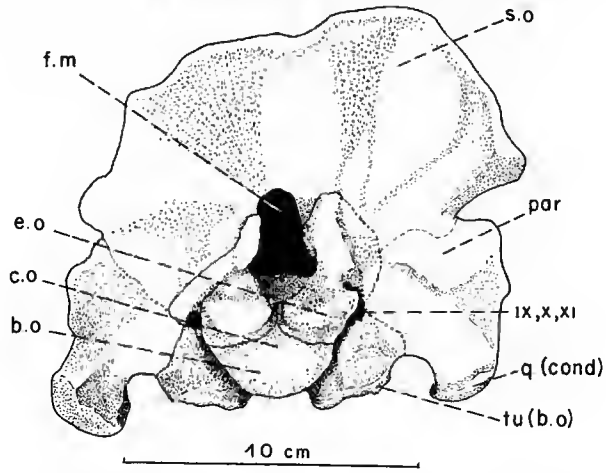


Fig. 23. — Face occipitale du crâne, d'après ALM.268.

Condyle occipital

Sensiblement cordiforme, il est partagé en trois parties par deux rainures qui correspondent aux sutures basioccipital-exoccipitaux. Ses cornes externes sont constituées par les exoccipitaux, sa partie centrale par le basioccipital (fig. 2, 3, 24; pl. III, E, F; IV, B; V, C). Le

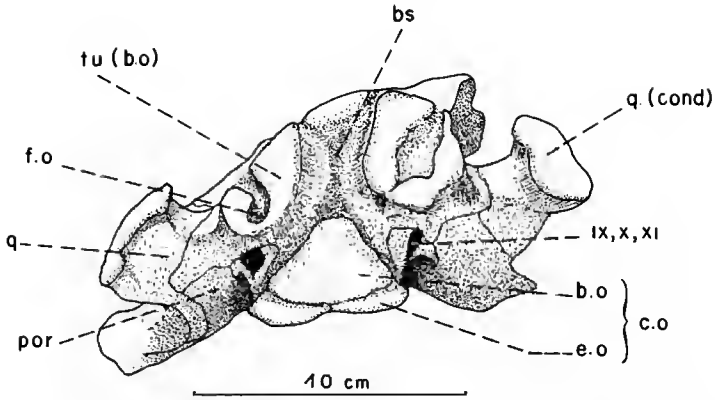


FIG. 24. — Face ventrale du massif arrière-crânien, d'après ALM.268.

bord dorsal du condyle est échancré par un sillon longitudinal qui se poursuit vers l'avant, en direction du sphénoïde. Ce sillon correspond vraisemblablement à un vestige chordal.

OPISTHOTIQUES OU PAROCCIPITAUX

Il est difficile de préciser leurs limites. La pièce la plus opportune pour tenter de le faire est ALM.268. Les sutures que nous avons matérialisées sur les figures 2 et 23 sont pour une grande part conjecturales. Il ne semble pas que les opisthotiques aient participé à la constitution des tubers (parties postéro-latérales). De l'examen des pièces ALM.280 et ALM.281 on déduit que les fusions entre ossifications occipitales voisines devaient survenir précocement au cours de la croissance.

SPHÉNOÏDE

Le sphénoïde peut être étudié sur ALM.281 et, moins bien, sur ALM.268. Les sutures osseuses sont inapparentes. Cette partie postérieure du palais est courte, comprise entre les deux tubers latéralement, les espaces interptérygoïdiens probablement virtuels en avant, le condyle occipital trilobé en arrière. Deux dépressions plus ou moins lunulaires, jointives sagittalement, sont visibles en avant de la ligne transversale antérieure des tubers (fig. 6, 15, 25 ; pl. III, E ; IV, B). Ces derniers se projettent vers le bas. Le sphénoïde dessine entre eux une gouttière médiane aussi large que longue.

SQUAMOSAUX

a — *Généralités, matériel d'étude*

Le squamosal a été étudié en confrontant des données relatives à des pièces osseuses incomplètes (cf. p. 240). De grandes variations morphologiques existent entre ces pièces, attribuables à la fossilisation comme aux différences inter-individuelles. Une seule pièce diffère nettement des autres : ALM.11. Ses deux particularités tiennent peut-être au fait qu'il s'agit d'un stade de croissance avancé : épaisseur considérable du bord postérieur de l'écaille et

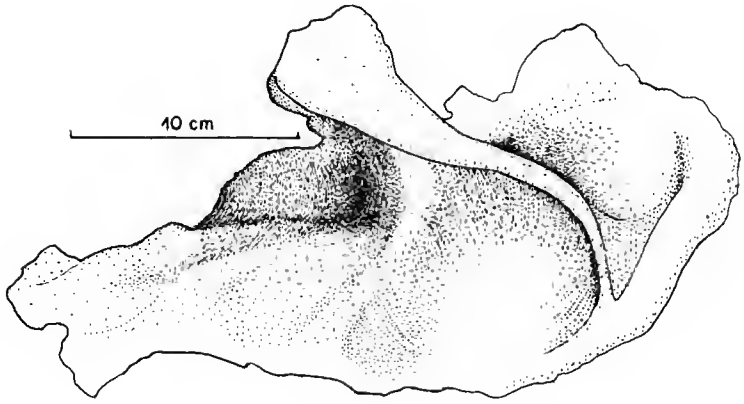


FIG. 25. — Squamosal gauche (ALM.12) et insertion de la poutrelle (arcade) squamoso-maxillaire.

grande largeur de l'insertion de l'arcade zygomatique à son extrémité postérieure. Même sur les arrières-crânes les plus complets dont nous disposons, il est presque impossible d'observer les relations des squamosaux avec l'occiput. En vue occipitale, les squamosaux ne sont représentés que sur les bords externes des expansions latérales du crâne. Mais, bien que les bords postérieurs et postéro-inférieurs de ces os soient les plus épais et les plus robustes, en fait leurs sutures avec les supra-occipitaux sont peu distinctes, même sur les pièces les mieux conservées.

Conventionnellement, on peut assimiler l'écaille squamosale à une figure géométrique de référence : un triangle dont l'angle postérieur est obtus (environ 110°). Les deux autres angles du triangle seraient de situation postéro-supérieure et antéro-inférieure. Le plan de l'écaille fait un angle de 45° avec le plan sagittal du crâne.

Par la partie antérieure de sa face interne, l'écaille se suture aux parois externes de la boîte crânienne (ALM.10). L'étude précise de cette relation n'a pas été possible.

Par son extrémité antéro-latérale, l'écaille squamosale se suture au quadrato-jugal et au carré (ALM.281). Ces sutures n'ont pas pu être vues car les os correspondants sont incomplets et écrasés.

Dans sa partie postéro-supérieure, l'écaille squamosale prend contact avec les os pariétaux, interpariétaux, et postorbitaires.

b — *Face externe du squamosal*

La partie squamosale de l'arcade zygomatique s'insère sur la plaque basale du même os par une poutrelle osseuse dont la section transverse est en X et dont la hauteur augmente vers l'avant. Cette lame osseuse d'insertion est courbe, sa direction longitudinale dessinant une concavité vers le bas (fig. 25, 26 ; pl. I, J). En allant vers l'avant, cette lame apophysaire perd sa section en X, s'aplatit dans un plan cette fois-ci parallèle au plan sagittal du crâne (fig. 26 ; pl. I, I, J, K).

L'insertion de l'arcade sur la lame basale se situe entre deux dépressions plus ou moins circulaires de la lame, l'une en haut, l'autre en bas. Le bord antéro-inférieur de l'écaille

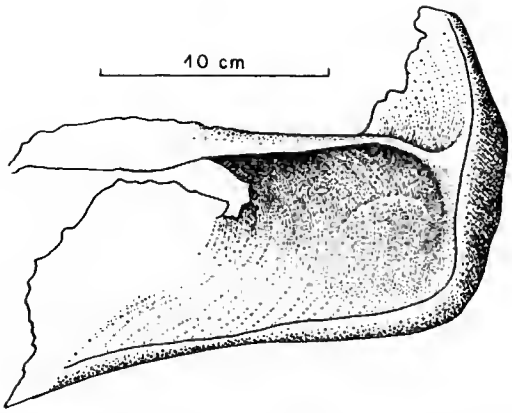


FIG. 26. — Squamosal gauche (ALM.13) et insertion de la poutrelle (arcade) squamoso-maxillaire.

squamosale s'infléchit un peu vers le dedans, vers le plan sagittal. L'os porte à cet endroit des traces de synostose, probablement vers les os carré et quadrato-jugal.

La pièce ALM.39 présente une facette d'insertion osseuse dans sa moitié inférieure et à proximité de son bord antérieur. Parallèlement à ce dernier, et plus postérieurement, s'observe une crête d'insertion musculaire.

c — *Bord postérieur du squamosal*

Il est épais, surtout à l'angle postérieur de la plaque basale, là où prend naissance l'arcade squamoso-dentaire. Ce bord s'amincit progressivement vers le bas et l'avant, en direction des quadrato-jugal et carré. Au niveau de la partie épaissie de son bord postérieur, le squamosal s'insérait sur le bord latéral du supraoccipital, au niveau de la crête transversale moyenne de cet os. Cet épaississement avait le rôle de renforcement mécanique de l'os à l'insertion de l'arcade squamoso-dentaire et celui d'insertion musculaire. Cette dernière (fig. 5 et 22) correspond à la fois aux angles optimums de traction des muscles releveurs de la tête et d'adduction de la mandibule en position proche de l'occlusion.

Rappelons à ce propos que la reconstitution de *Placerias* qui a été donnée par COX (1965) nous paraît plus satisfaisante que celle de CAMP et WELLES (1956). D'après la reconstitution de ces derniers, la mécanique crânio-mandibulaire aurait été extraordinairement difficile, surtout en position de dépression mandibulaire.

d — *Bord antérieur du squamosal*

Au voisinage de son bord antérieur, le squamosal se réduit à l'épaisseur d'un simple feuillet osseux. La plage qui devait correspondre à la surface d'insertion du quadrato-jugal est marquée par des reliefs (rides et stries).

OS CARRÉS ET STAPES, PARTIE POSTÉRIEURE DES PTÉRYGOÏDES

Les stapes sont inconnus chez *Moghreberia*. Les carrés sont trop mal délimités, surtout antérieurement, pour pouvoir les décrire. Je préfère renvoyer à l'iconographie. Quant à la branche carrée des ptérygoïdes, elle n'est probablement présente que sur la gauche du spécimen

ALM.281 (pl. V, D). Il s'agirait d'une lame quadrilatère d'environ 8 cm sur 2 cm, épaisse de quelques millimètres (fig. 3, 15).

VI. ANATOMIE DE LA MANDIBULE

1. Morphologie générale

En vue latérale, la mandibule est moins arquée que chez la plupart des autres Dicynodontes (pl. II, D, I; fig. 5). La partie articulaire de chaque branche mandibulaire s'infléchit quand même vers le bas. Cette partie articulaire est proportionnellement plus haute à l'arrière que chez beaucoup de Dicynodontes. Les bords inférieur et supérieur de la mandibule, en projection latérale, sont sensiblement horizontaux.

Il est à noter que chez les Dicynodontes les différences morphologiques ou métriques interspécifiques ou intergénériques sont moins importantes pour la mandibule que pour le crâne.

La caractéristique essentielle de *Moghreberia* est la grande extension vers l'arrière de la lame réfléchie de l'angulaire, qui double ici les structures susangulaires et articulaires de l'arrière-mandibule sur toute leur hauteur. Longitudinalement, elle s'étend en arrière jusqu'au niveau de la partie postérieure du processus rétro-articulaire.

En vue latérale, la partie symphysaire est triangulaire, en soc de charrue.

En vue supérieure ou inférieure, la mandibule ne présente aucune caractéristique particulière.

2. Anatomie de la région symphysaire

Dentaire

Différencié ventralement en carène (pl. II, D, F, J; fig. 27,28), il forme le « soc de charrue » antérieur de la mandibule.

La face supérieure est déprimée en cuillère. Cette dépression allongée se rétrécit vers l'avant (pl. II, G; fig. 27, 29); elle est limitée en arrière par deux renflements des dentaires, renflements qui amorcent le passage aux branches latérales de cet os. Ils servaient probablement d'insertion au bec corné mandibulaire, tout en constituant des reliefs à rôle masticateur.

Spléniaux

Dans l'angle intérieur de la symphyse, les spléniaux recouvrent le dentaire. Là, ils sont déprimés en un profond recessus conique qui constituait probablement l'insertion antérieure des muscles linguaux (pl. II, G, H; fig. 27, 29). Le frein de la langue, langue forte d'herbivore (Cruikshank, 1978), passait en ce cas dans la gouttière constituée par le bord postéro-supérieur de la partie symphysaire du dentaire. La partie antérieure du corps lingual se situait

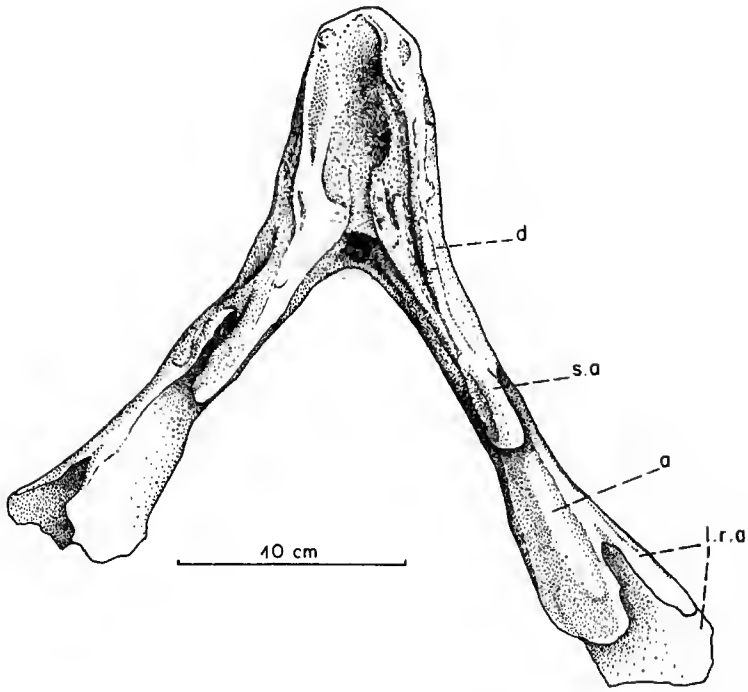


FIG. 27. — Vue interprétative de la mandibule ALM.38 en vue dorsale.

entre la cuvette de la face supérieure de la symphyse, décrite plus haut, et la voûte ogivale maxillaires-prémaxillaire.

Sous la partie postérieure de la symphyse, et latéralement, les spléniaux recouvrent les dentaires selon un triangle situé au niveau de la partie antérieure de la fenêtre mandibulaire (fig. 5, 29, 30).

3. Anatomie des branches latérales de la mandibule

FACES EXTERNES

Nous avons vu que la lamelle réfléchie de l'angulaire constitue la muraille postéro-externe de la mandibule (fig. 5, 27, 28, 29, 30; pl. II, D, H). En avant, et jusqu'au dentaire, l'angulaire constitue la moitié inférieure de la mandibule, donc le bord inférieur de la fenêtre de Meckel. Le bord supérieur de cette fenêtre est constitué par le susangulaire, la partie symphysaire de la mandibule par le dentaire en avant, par le splénial en arrière et en bas.

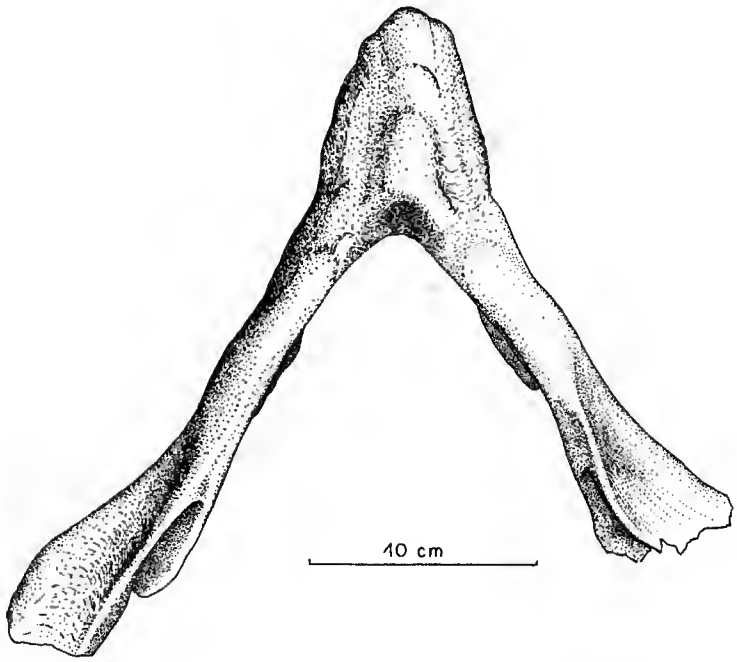


FIG. 28. — Morphologie de la mandibule ALM.38 en vue ventrale.

FOSSE DE MECKEL

Ses limites sont déterminées de la sorte :

— en dehors, le dentaire forme son bord antérieur; un peu plus en arrière, l'angulaire constitue le bord inférieur, le susangulaire le bord supérieur de la fenêtre;

— la cavité meckelienne s'étend vers le bas, donc du côté interne de l'angulaire; la fosse est alors limitée intérieurement par le susangulaire puis, plus en arrière, toujours intérieurement, par le préarticulaire (fig. 29; pl. II, E, G, H);

— le fond de la fosse est une gouttière limitée en bas par l'arête du dièdre des lamelles interne et externe de l'angulaire;

— cet espace interne communique donc avec l'extérieur de la mandibule par deux fenêtres, l'une externe, l'autre interne, l'externe étant située plus haut que l'interne; la terminaison postérieure de cette cavité n'a pas pu être observée chez la forme décrite.

FACE INTERNE

Tel que nous l'avons reconstitué, le préarticulaire traverse cette face en diagonale, du haut vers le bas et d'avant en arrière (fig.29), assurant la jonction entre les ossifications spléniodentaires en avant et le massif articulaire en arrière. Le préarticulaire forme la paroi interne de la fosse de Meckel, ainsi que le bord supérieur de l'ouverture inférieure de cette même fosse dans l'espace compris entre les deux branches mandibulaires. Nous avons vu plus haut que

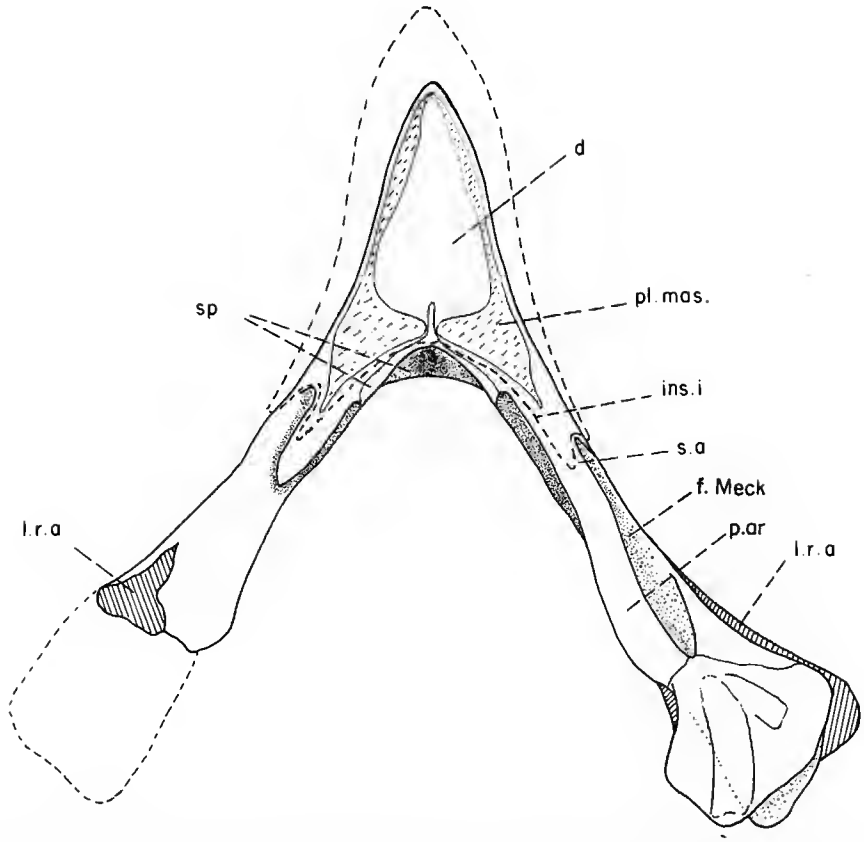


FIG. 29. — Interprétation des structures mandibulaires en vue dorsale. D'après ALM.38 et ALM.80.

dentaire et splénial formaient l'angle des deux branches mandibulaires ainsi que le cône d'insertion antérieur de la langue.

Postérieurement, la jonction du préarticulaire avec le massif articulaire ne peut pas être décrite. Absente chez ALM.38, elle est en principe présente chez ALM.80, mais cette dernière pièce est trop détériorée pour que nous puissions en tirer une interprétation valable (pl. II, J, K).

COMPLEXE ARTICULAIRE POSTÉRIEUR DE LA MANDIBULE

Il est observable sur la branche mandibulaire gauche de ALM.38 (pl. II, K). Contrairement à la disposition connue chez *Tetragonias njalilus* (CRUIKSHANK A. R. I., 1967), c'est ici le condyle interne qui est le plus développé. Un fait important est qu'il est rigoureusement parallèle au plan sagittal du crâne.

Le condyle externe est détérioré sur les deux pièces.

Le processus rétroarticulaire est déjeté vers l'extérieur par rapport au condyle interne (fig. 31, 32, 33).

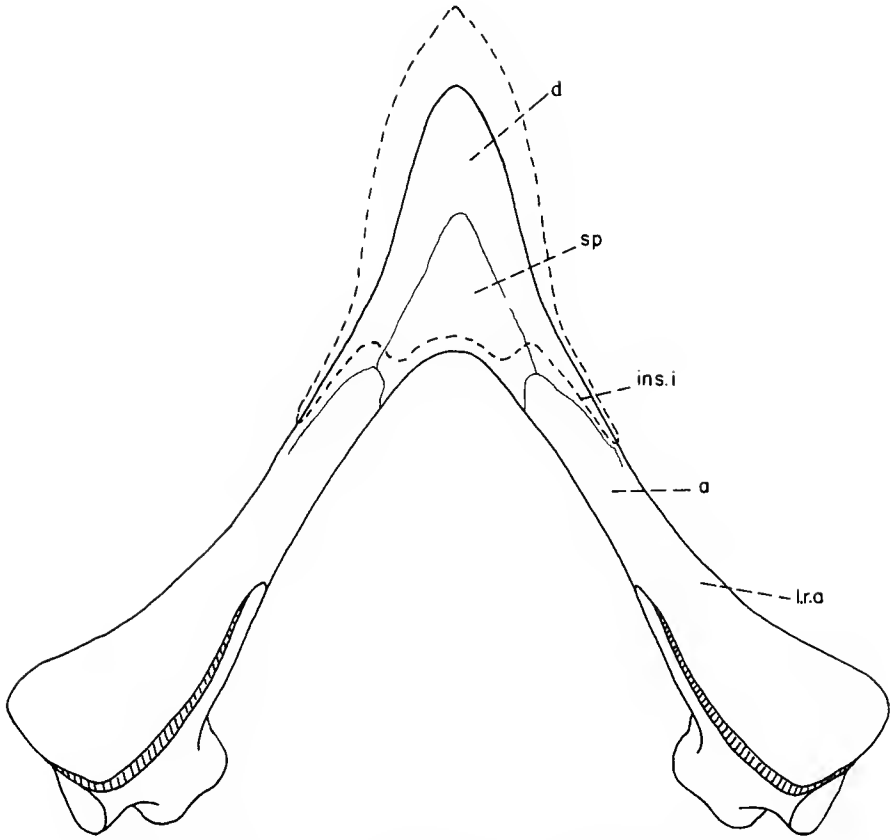


FIG. 30. — Interprétation des structures mandibulaires en vue ventrale. D'après ALM.38 et ALM.80.

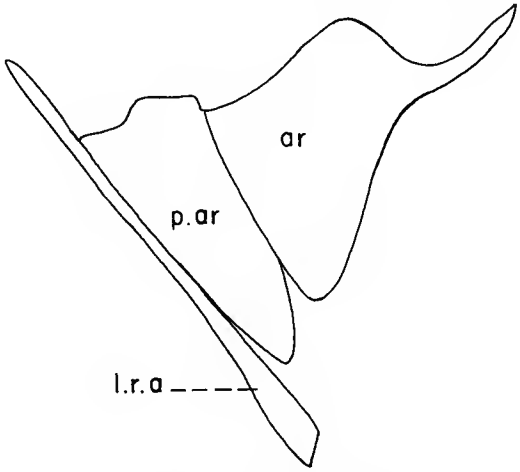


FIG. 31. — Coupe transversale d'une branche mandibulaire gauche au niveau de l'articulation.

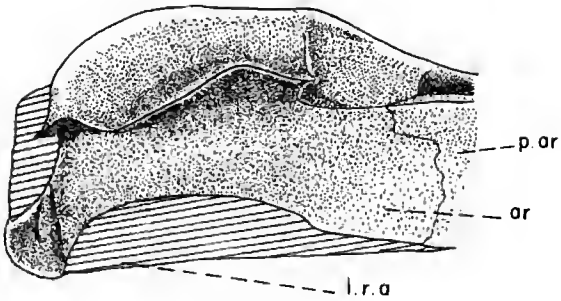


FIG. 32. — Vue interne de la partie articulaire de la branche mandibulaire gauche. D'après ALM.80.

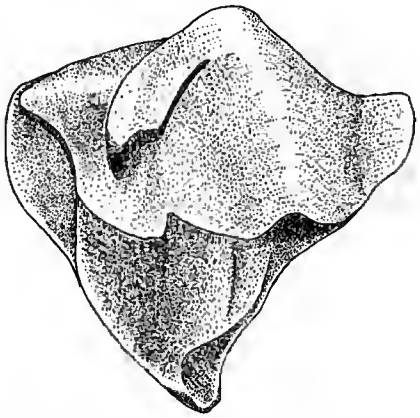


FIG. 33. — Partie articulaire de la branche mandibulaire gauche en vue postérieure. D'après ALM.80.

VII. INSERTION TAXONOMIQUE DE LA FORME MAROCAINE

1. **Préambule**

Rappelons que la reconstitution proposée doit être utilisée de façon critique. Celle des *Placerias* faite initialement par CAMP et WELLES (1956) fut remise en cause par COX. Or, les fragments crâniens étudiés par eux constituaient un matériel plus fiable que le nôtre. En ce qui concerne ce dernier :

— la reconstitution de la zone transversale du crâne reliant massif facial et arrière-crâne est pour l'essentiel conjecturale;

— est sujette à discussion l'inclinaison du processus dentaire et de la canine (verticale sur notre reconstitution);

— les deux mandibules de cette collection n'ont pas été trouvées associées aux crânes; cependant, leur état de conservation a permis une bonne estimation de la dimension relative de la mandibule.

2. Faunes comparables

Nous avons vu que le contexte faunique et les éléments géologiques généraux indiquent un niveau Trias supérieur, Carnien ou Norien. La présence de Dicynodontes d'aussi grandes dimensions en est une preuve supplémentaire. Ces faisceaux d'arguments convergent et restreignent le champ des comparaisons possibles aux faunes que KEYSER et CRUIKSHANK ont revues en 1979. Les genres suivants sont à prendre en considération : *Jacheleria*, de la formation de Los Colorados (Argentine), *Stahleckeria* et *Dinodontosaurus* de celle de Santa Maria (Brésil du Sud), *Barysoma* et *Ischigualastia*, de la formation d'Ischigualasto (Argentine du Nord); quant au sixième, *Placerias*, il provient de la formation de Chinle, aux USA (COLBERT E. H., 1972).

Le genre *Kannemeyeria* aura évidemment une place primordiale dans nos comparaisons. Il est le trait d'union entre les genres cités ci-dessus, bien que les derniers *Kannemeyeria* sensu stricto se rencontrent assez bas, dans l'Anisien de la formation d'Omigonde (Afrique du Sud-Ouest). Le décalage temporel existant entre ces *Kannemeyeria* africains et les Dicynodontes géants marocains pose évidemment un nombre considérable de questions, d'ordre paléobiogéographique pour l'essentiel (COX C. B., 1980; CRUIKSHANK A. R. I., 1965, 1967, 1970).

3. Bases de comparaison et remarques

L'étude anatomique nous autorise en fait, pour la comparaison, à privilégier *Kannemeyeria* et *Placerias*, et de façon plus lointaine *Stahleckeria*. Le bilan fait par KEYSER et CRUIKSHANK en 1979, concernant les Dicynodontes triasiques, est à nos yeux encore valable aujourd'hui, et nous servira de base de comparaison. D'autres travaux nous paraissent eux aussi fondamentaux, tels ceux de CAMP et WELLES (1956) et de COX (1979). Cette publication de COX nous servira de référence en ce qui concerne la réévaluation de l'anatomie de *Placerias*. Nous ne pensons d'ailleurs pas qu'elle jette une ombre sur l'intérêt du travail de CAMP et WELLES. Peut-être est-il regrettable d'un côté que CRUIKSHANK (1979) ait élagué la liste des caractères répertoriés par ces derniers. D'un autre côté ce fut chose bénéfique pour l'établissement de diagnoses simples et maniables.

Une recherche précise de phylogénie ne nous semble actuellement pas plus réalisable qu'une discussion d'ensemble de la littérature ; les formes paléozoologiques connues sont trop fréquemment fragmentaires, l'exemple de *Placerias* le prouve. De surcroît, comme dans beaucoup de groupes, les différentes espèces ne sont pas toutes connues par les mêmes fragments crâniens. Au moins en ce qui concerne les Dicynodontes triasiques, une hiérarchisation des caractères serait peu fiable.

Du Permien moyen au Trias supérieur, le groupe des Dicynodontes a eu un rôle écologique de première importance. Par la biomasse représentée on peut raisonnablement les considérer comme les herbivores dominant pendant ces cinquante millions d'années. On en

connaît des témoins fossiles sur tous les continents, excepté en Océanie pour le moment. C'est en Afrique du Sud que cette faune est la mieux représentée (ANDERSON J. M. et A. R. I. CRUIKSHANK, 1978; BATTAIL B., 1977; BONAPARTE, 1966, 1970 ; CLUVER M. A. et HOTTON III N, 1981; ROY CHOWDHURY T., 1970; SIGOGNEAU-RUSSELL D. et A. L. SUN, 1981).

Jusqu'à la découverte des Dicynodontes marocains, le groupe n'était plus connu, après le Carnien, que sur deux continents : l'Amérique du Sud et l'Amérique du Nord. En Afrique sud-équatoriale, il semblerait qu'ils aient disparu depuis la fin de l'Anisien. Il est donc à fortiori de grande importance d'avoir découvert en Afrique du Nord un Dicynodonte du Trias supérieur, d'autant qu'il présente des relations morphologiques tant avec *Kannemeyeria*, genre sud-africain bien antérieur, qu'avec *Placerias*, genre nord-américain qui lui est contemporain. C'est chose importante, même lorsque l'on considère que l'Afrique du Nord est géographiquement et à certains égards géologiquement plus proche de la Laurasie que du Gondwana. Il est possible de concevoir cette frange nord de l'Afrique comme une voie de dispersion Est-Ouest des formes biologiques, mais aussi, dans une moindre mesure, Nord-Sud (DUTUIT J.-M., 1983; BATTAIL B., BELTAN L., et J.-M. DUTUIT, 1987).

Encore une remarque : nous n'avons fait qu'effleurer les problèmes d'anatomie fonctionnelle liés au mode particulier de manducation de ces Dicynodontes. CAMP (1956), CROMPTON et HOTTON (1967), CRUIKSHANK (1978) ont traité de ces problèmes et nous ne pensons pas utile de reprendre leurs analyses en les adaptant à l'anatomie des Dicynodontes marocains. Rappelons qu'une particularité anatomique s'est accentuée au cours du développement du groupe : la réduction du système dentaire en relation avec le développement d'un bec corné. Les particularités de l'anatomie arrière-crânienne (étalement latéral ou vertical des squamosaux, inclinaison de la plaque occipitale) sont liées à ces changements des modes de manducation et de nutrition, elles-mêmes en relation avec une modification des flores.

4. Récapitulation des principaux caractères de la forme marocaine, affinités

RÉCAPITULATION

1) Le crâne mesure plus de 50 cm. Il est environ deux fois plus long que large, rapport élevé qui est remarquable.

2) Le plan transversal passant par le tiers postérieur des orbites partage le crâne en deux parties d'égales longueurs. Étant donné l'importance du foramen pinéal, la partie postpinéale du crâne est relativement courte.

3) La largeur de la crête pariétale représente environ les deux tiers de sa longueur, ce qui est beaucoup par rapport à ce que l'on observe chez les Kannéméyéridés les plus proches du type *Kannemeyeria*. Mais, par comparaison avec les formes sud-américaines ou chinoises, on peut encore la considérer comme étroite.

4) La région anté-canine est relativement courte par rapport à ce qui est observé, par exemple, chez les Kannéméyéridés chinois. En fait, la partie masticatrice est grande par extension du prémaxillaire vers l'arrière et agrandissement du faux-palais.

5) La partie antérieure du prémaxillaire est pointue.

6) Le processus dentaire est amorcé chez certains individus mais beaucoup moins marqué

que chez *Placerias* et sans commune mesure avec ce qui est observé chez les Kannéméyéridés chinois.

7) Il existe sur ce prémaxillaire une crête dorsale sagittale, et ventralement les deux rainures longitudinales habituelles. La crête dorsale était probablement absente sur les os nasaux.

8) Une ensellure pinéale accusée affecte toute la largeur du toit crânien. Le trou pinéal lui-même est exceptionnellement profond et les os péri-incombants participent à sa formation.

9) Les fenêtres médio-palatines étaient soit très courtes, soit vestigiales.

10) La lamelle réfléchie de l'angulaire s'étend aussi loin que l'articulaire en arrière. Elle est presque en contact avec le condyle articulaire latéral.

11) Un dernier caractère important est la brièveté des processus pariétaux des postorbitaires qui dépassent relativement peu, en arrière, le niveau du foramen pinéal.

Affinités

a — *Affinités avec les Kannéméyéridés*

— *Caractère 1 :* La grande dimension caractérise pratiquement tous les Dicynodontes triasiques. Les plus grands spécimens correspondant à certains des os fragmentaires dont nous disposons devaient avoir des crânes de près de 0,70 m. Tel est l'ordre de grandeur observé chez *Placerias, Stahleckeria* et les Dicynodontes chinois (Sun A. L., 1960, 1978 ; Yeh H. K., 1959). L'étroitesse du crâne marocain lui est propre, semble-t-il.

— *Caractère 2 :* Le partage du crâne en deux parties d'importances comparables (massifs facial et arrière-crânien), le rapproche de *Kannemeyeria*, de *Daptocephalus* et de *Dinodontosaurus* (Ewer R. F., 1961).

— *Caractère 3 :* Par le rapport longueur du crâne/largeur intertemporale (N/L), la forme marocaine est intermédiaire entre *Placerias* et *Kannemeyeria vanhoepeni*, mais néanmoins plus proche de ce dernier. L'extension réduite vers l'arrière des postorbitaires relativise la signification de ce caractère métrique. La forme marocaine a par ailleurs davantage d'affinités avec *Placerias* qu'avec *Kannemeyeria vanhoepeni*. Cela prouve le caractère artificiel, disons formel, de la séparation des Dicynodontes en formes à crêtes temporales étroites et formes à crêtes temporales larges.

— *Caractère 4 :* La région précanine est courte dans la reconstitution avec canines verticales que nous proposons. Il n'est pas impossible qu'elles aient été davantage proclives (ALM.37). Mais la disposition observée sur ce spécimen pourrait être due essentiellement à l'âge de l'individu et à l'usure prononcée des canines, usure qui aurait réduit considérablement leur courbure apparente. Par rapport au collet des canines, il y a eu recul des choanes et extension du faux palais.

— *Caractère 5 :* La terminaison en pointe des prémaxillaires est un des caractères les mieux vérifiés. Le principe général des corrélations donne à penser que le bec corné était terminé en harpon ou crochet, disposition qui rapproche notre forme de *Placerias* et exprime vraisemblablement un mode fonctionnel d'évolution du groupe quant à sa mécanique manducatoire.

— *Caractère 9 :* Le postfrontal était probablement fusionné au pariétal.

b — *Affinités plus circonscrites avec le genre* Kannemeyeria

Certains caractères rapprochent la forme marocaine de *Kannemeyeria* : existence de canines « fonctionnelles » à cônes emboîtés, brièveté de la région précanine, frontaux, prépariétal et pariétaux s'enfonçant dans le puits pariétal, carré fermement relié au squamosal. La morphologie de ce dernier semble avoir été spécifique de la forme marocaine.

Cette mosaïque de caractères recoupe par conséquent les tendances évolutives essentielles récapitulées par KEYSER pour les Dicynodontes triasiques. Certaines de ces tendances sont particulièrement accusées dans la forme marocaine. Telles sont par exemple :

— la grande taille de l'espèce ;

— l'accroissement de la longueur relative de la surface masticatrice, en particulier par développement du maxillaire vers l'arrière, le développement du massif facial, ici un peu plus long que la région postorbitaire du crâne, et la brièveté de la fenêtre temporale ;

— la migration de la fenêtre médio-palatine, de minime extension, à l'extérieur de la dépression choanale ;

— l'exhaussement de la barre intertemporale, parallèlement à son raccourcissement ;

— la migration de la lamelle réfléchie de l'angulaire vers l'arrière.

Il n'est pas possible de juger de l'existence ou non d'un processus antérieur du carré, et il y a disparition du foramen carré.

Avec la sous-famille des Kannéméyérinés Lehman, 1961 emend. (LEHMAN J.-P., 1961), la forme marocaine a en commun, de surcroît, l'importance de la crête pariétale (largeur/longueur = 1/2). Elle en diffère par l'absence vraisemblable, sur les os nasaux, de crête sagittale, sculptures ou tubérosités. D'autre part, il n'y avait pas d'extension des postorbitaires vers l'arrière.

c — *Affinités avec les genres* Stahleckeria *et surtout* Placerias

Avec *Stahleckeria*, la seule communauté franche de caractères est l'extrême rapprochement de la lamelle réfléchie de l'angulaire et du condyle articulaire latéral. C'est avec le genre *Placerias* que la forme marocaine présente le plus d'affinités :

1) Museau en soc de charrue, à section en V renversé. Les deux formes sont proches quant aux éléments morphologiques impliqués. C'est ainsi que la dépression palatine ventrale est profonde et longue. L'ampleur de la crête dorsale sagittale des prémaxillaires est, par contre, difficile à apprécier chez la forme marocaine. L'examen de ALM.280 et de la face ventrale de l'ossification prémaxillaire de ALM.37 amène à supposer que le prémaxillaire était pair chez les stades de croissance les moins avancés.

2) Il n'y a pas de processus caniniforme bien développé chez la forme marocaine. En contrepartie, tous les spécimens présentent une canine, bien développée ou usée (ALM.37). Les canines ne s'écartent vers l'extérieur que sur le spécimen ALM.37 (dont tout donne à penser qu'il est spécifiquement identique aux autres spécimens). Le bord inféro-externe du maxillaire tend à se différencier en processus orienté vers le bas et l'avant. C'est surtout visible dans la moitié gauche du spécimen.

3) Les septo-maxillaires sont ici aussi des dépendances du prémaxillaire.

4) D'après le spécimen ALM.37, les nasaux étaient petits, peu épais, dépourvus d'ornementation importante.

5) Arrière-crâne : l'enfoncement du trou pariétal constaté chez la forme marocaine est un des plus prononcés chez les Dicynodontes et il est consécutif à la bascule squamoso-occipitale vers le haut. Cette morphologie générale de l'arrière-crâne est relativement proche de celle de *Placerias*, surtout si l'on prend en considération la reconstitution donnée en second par Cox (1965). L'interpariétal est encore plus réduit que chez *Placerias* et il semblerait qu'il soit pair. Comme chez *Placerias*, les squamosaux forment auvent sur la « nuque » mais s'étendent moins vers l'arrière et latéralement. En fait, ce sont toutes les structures liées à la face occipitale du crâne qui sont affectées, et déjetées vers l'arrière. Chez *Placerias*, la rétroprojection des squamosaux est plus prononcée, mais l'aboutissement fonctionnel, en ce qui concerne la manducation, est identique.

6) La face palatine n'autorise aucune comparaison. Le palais des deux formes (*Placerias* et *Moghreberia*) est trop mal connu.

7) La crête pariétale est convexe vers le haut. Les processus pariétaux des postorbitaires sont courts.

Quelques caractères sont plus propres que d'autres à rapprocher la forme marocaine de *Placerias* :

— disposition d'ensemble du massif facial, terminaison antérieure en pointe, ébauche de processus maxillaire ; la présence ou l'absence de canines n'a probablement pas une grande signification systématique et pas davantage de signification biologique générale chez ces herbivores ;

— réduction d'importance des postorbitaires et interpariétaux ;

— caractère intermédiaire de la largeur de la crête pariétale ;

— tendance de l'arrière-crâne à s'élever plutôt qu'à s'élargir ; cette tendance est encore plus nette sur la forme marocaine que chez *Placerias* et son surplomb des premières vertèbres est important ;

— profil anguleux de l'arrière-crâne (surtout visible sur la reconstitution de Camp et Welles) ;

— insertion postérieure de l'arcade squamosale ;

— lamelle réfléchie de l'angulaire presque coalescente aux condyles ; elle s'étend plus loin en arrière que dans n'importe quel autre genre de Dicynodonte ; chez *Placerias*, on trouve aussi un développement dans cette direction.

5. Conclusions

Nous avons vu, d'une part que le genre marocain s'insère sans difficulté dans la famille des Kannéméyéridés, d'autre part que certains arguments porteraient à le placer dans le genre *Placerias*. Cependant, certains caractères sont propres à la forme marocaine :

1) *caractères métriques :* faibles hauteur et largeur relatives du complexe squamoso-occipital, faible hauteur relative de la mandibule ;

2) *caractères morphologiques ou anatomiques :*

— canines très antérieures, situées en avant de la transversale des orifices nasaux ; prémaxillaires relativement saillants ;

— ensellure pinéale accusée, puits pinéal cylindrique profond;
— interpariétaux d'extension réduite;
— existence de deux structures que nous avons appelées les crêtes occipitales majeure et mineure; présence d'une échancrure de la crête occipitale majeure;
— étalement latéral réduit des arcades squamosales, autant du moins que notre reconstitution permette de l'assurer;
— grande extension relative de la lamelle réfléchie de l'angulaire, tant en hauteur qu'en longueur : elle atteint le bord postérieur de l'articulation; c'est la seule forme de Dicynodonte où s'observe une telle extension;
— margelles des choanes étalées en corolle.

Ces caractères nous autorisent à faire de la forme marocaine un nouveau genre.

VIII. ÉLÉMENTS SUCCINCTS DE PALÉOGÉOGRAPHIE

Je tenterai ultérieurement de considérer de façon plus approfondie les problèmes de paléobiogéographie posés par ce genre de Dicynodonte ainsi que par la deuxième forme que je décrirai. Contemporaine, elle vivait dans des biotopes voisins ou identiques à celle que nous venons de décrire. Soulignons déjà quelques points.

Dans ma note préléminaire de 1980, j'avais évoqué d'éventuelles communautés de caractères avec les genres chinois *Sinekannemeyeria* et *Parakannemeyeria*. L'étude anatomique précise n'a pas confirmé ces affinités.

De la même façon il y a relativement peu de points communs avec *Stahleckeria*.

D'une façon générale, en ce qui concerne les Dicynodontes du Trias supérieur, l'impression qui s'impose (car il ne peut s'agir que d'une impression) est que de véritables fossés existent, d'une part, entre les différentes formes continentales en présence, d'autre part entre ces formes et celles avec lesquelles on serait tenté de leur rechercher des affinités.

Pour des raisons tenant probablement aux extrêmes rigueurs des conditions de fossilisation, cette rigueur étant elle-même vraisemblablement liée au mode de vie franchement terrestre de ces herbivores, nous ne connaissons certainement qu'une partie tout à fait dérisoire des Dicynodontes, surtout des Dinycodontes terminaux.

Aussi m'apparaît-il comme relevant de la plus élémentaire prudence de ne pas chercher à figer le réseau paléobiogéographique dans des relations de parenté qui ne pourraient être que très hypothétiques, et bien sûr équivoques.

En ce qui concerne *Moghreberia*, un seul élément fiable paraît émerger, c'est la « moins grande différence » entre le genre marocain et *Placerias*.

Placerias est connu dans les Rocheuses (carrière St. Johns, dans l'Arizona). Dans des niveaux similaires ou voisins, on connaît aux USA des Phytosaures et des Stégocéphales métoposaures, par exemple à Moenkopi, toujours dans les Rocheuses (Colbert E. H., 1972).

J'ai évoqué, en 1983, le problème de la répartition des faunes à Amphibiens et Phytosaures du Trias supérieur. J'ai émis alors l'hypothèse d'un vaste espace qui aurait été ouvert aux migrations et qui aurait pu lier Moghreb, Europe et Amérique du Nord, à l'Ouest.

L'emplacement actuel du golfe du Mexique aurait pu faire partie de ce complexe ou marquetterie de terres émergées et mers épicontinentales.

Les relations constatées entre la forme marocaine et la forme nord-américaine, les relations déjà plus lointaines avec *Stahleckeria*, vont dans le sens de l'hypothèse de 1983. Il n'en demeure pas moins que, lorsque l'on a conscience que *Moghreberia* est encore aujourd'hui le seul Dicynodonte ayant été décrit d'Afrique nord-équatoriale, et que les fossiles européens sont fragmentaires et incertains (voir par exemple BROILI F., 1921), on mesure pleinement le travail de défrichage qui reste à faire.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ANDERSON, J. M., et A. R. I. CRUIKSHANK, 1978. — The biostratigraphy of the Permian and the Triassic. Part 5. A review of the classification and distribution of Permo-Triassic tetrapods. *Palaeont. afr.*, **21** : 15-44, tabl.

AVERTCHENKO, A. J., 1973. — Stratigraphie et méthodologie des études stratigraphiques du Permo-Trias et Trias du Maroc. Rapp. int. Serv. Carte Géol. Maroc, n° H, 64 (non éd.).

BATTAIL, B., 1977. — Les Reptiles Thérapsides dans la stratigraphie du Trias continental : les faunes d'âge Stormberg en Afrique et leurs équivalents dans le monde. *Annls Soc. géol. N.*, **97** : 343-350.

BATTAIL, B., L. BELTAN et J.-M. DUTUIT, 1987. — Africa and Madagascar during Permo-Triassic Time : The evidence of the Vertebrate Fauna. *In* : G. D. MCKENZIE (ed.), Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology. Geophys. Monograph 41. Am. Geophys. Union, Washington D.C. Gondwana Six. 147-155, 3 fig.

BEHRENSMEYER, A. K., 1975. — Taphonomy and Palaeocology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages of Lake Rudolf, Kenya. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, **146** : 473-578.

BIRON, P. E., et J.-M. DUTUIT, 1981. — Figurations sédimentaires et traces d'activité au sol dans le Trias de la formation d'Argana et de l'Ourika (Maroc). *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **3**, C, (4) : 399-427.

BONAPARTE, J. F., 1966. — Sobre nuevos terapsidos hallodos en el centro de la Provincia de Mendoza, Argentina. *Acta geol. lilloana*, **7** : 91-100.

— 1966. — Una nueva « fauna » triasica de Argentina (Therapsida : Cynodontia, Dicynodontia). Consideraciones filogeneticas y paleobiogeograficas. *Ameghiniana*, **4** (8) : 243-296, 29 fig., 2 pl.

— 1970. — Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. *In* : Second Gondwana Symp., South Africa 1970. Proc. and Papers, C.S.I.R. Pretoria, 665-682, 45 fig., 1 tabl.

BROILI, F., 1921. — Ein Fund von cf. *Placerias* Lucas in der kontinentalen Trias von Europa. *Centbl. Miner. Geol. Paläont.* : 339-343.

CAMP, C. L., and S. P. WELLES, 1956. — Triassic Dicynodont Reptiles. Part I : The North American Genus *Placerias*, by C. L. CAMP and S. P. WELLES. Part II : Triassic Dicynodonts compared, by C. L. CAMP. *Mem. Univ. Calif.*, **13** (4) : 255-348.

CLUVER, M. A., et N. HOTTON III, 1981. — The genera *Dicynodon* and *Diictodon* and their bearing on the classification of the Dicynodontia (Reptilia, Therapsida). *Ann. S. Afr. Mus.*, **83** : 99-146, 30 fig., 1 tab.

COLBERT, E. H. 1972. — Vertebrates from the Chinle Formation. *In* : C. S. BREED et W. J. BREED (ed.), Investigations in the Triassic Chinle Formation 1-11, 6 fig., 1 tabl. Northland Press, Flagstaff, Arizona.

COX, C. B., 1965. — New Triassic Dicynodonts from South America, their origins and relationships. *Phil. Trans. R. Soc.*, **753** (248) : 457-516.

— 1973. — Gondwanaland Triassic Stratigraphy. *Anais Acad. bras. Ciênc.*, **45** (1) : 115-119.

— 1980. — An outline of the biogeography of the Mesozoïc World. *Mém. Soc. géol. Fr.*, **139** : 75-79.

CROMPTON, A. W., et N. HOTTON III, 1967. — Functional Morphology of the masticatory apparatus of two Dicynodonts (Reptilia,Therapsida). *Postilla*, Peabody Mus. nat. Hist., **109** ; 51 p.

CRUICKSHANCK, A. R. I., 1965. — On a specimen of the Anomodont Reptile *Kannemeyeria latifrons* (Broom) from the Manda Formation of Tanganyika, Tanzania. *Proc. Linn. Soc. Lond.*, **176** (2) : 149, 5 fig.

— 1967. — A new Dicynodont genus from the Manda Formation of Tanzania (Tanganyika). *J. Zool. Res.*, Lond., **153** : 163-208, 23 fig.

— 1970. — The taxonomy of the triassic Anomodont genus *Kannemeyeria* (Seeley 1908). *Palaeont. afr.*, **13** : 47-55.

— 1978. — Feeding Adaptations in Triassic Dicynodonts. *Palaeont. afr.*, **21** : 121-132, 9 fig.

DUTUIT, J.-M., 1976. — Introduction à l'étude paléontologique du Trias continental marocain. Description des premiers Stégocéphales recueillis dans le couloir d'Argana (Atlas occidental). *Mém. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, C, **36** : 253 p., 104 fig., 4 cartes, 2 tabl., 70 pl.

— 1979. — Un Pseudosuchien du Trias continental marocain. *Annls Paléont.*, **65** (1) : 55-68, 4 fig., 2 pl.

— 1980. — Principaux caractères d'un genre de Dicynodonte du Trias marocain. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **290** : 655-658.

— 1983. — Homogénéité et répartition des Métoposauridés et Phytosauridés sont-elles en relation avec les espaces marins du Trias supérieur? *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **296** : 1465-1468.

DUTUIT, J.-M., et D. HEYLER, 1983. — Taphonomie des gisements de Vertébrés triasiques marocains (couloir d'Argana) et paléogéographie. *Bull. Soc. géol. Fr.*, **25** (4) : 623-633.

EWER, R. F., 1961. — The anatomy of the Anomodont *Daptocephalus leoniceps* Owen. *Proc. zool. Soc. Lond.*, **136** (3) : 375-402, 10 fig., 5 pl.

HEYLER, D., et J.-M. DUTUIT, 1984. — Apports et limites de la paléocologie à la lumière de deux gisements (stéphanien et triasique). *Revue scient. Bourbon.*, 1984 : 92-102.

HUENE, F. VON, 1923. — Zur Osteologie des *Dicynodon-* Schädels. *Paläont. Z.*, **5** : 58-71.

— 1935-1942. — Die Fossilen Reptilien des Südamerikanischen Gondwanalandes. Ordnung Anomodontia, p. 1-92, 19 fig.

KALANDADZE, N. N., 1970. — Nouveaux Kanneméyéridés triasiques du Cisouralie méridionale. (En russe.) *In* : Matériaux sur l'évolution des Vertébrés terrestres (Materialy po evoljucii nazemnykh pozvonočnykh). 51-57, 6 fig. Publ. Acad. Sci. U.R.S.S., Moscou.

KEYSER, A. W., 1973. — A new Triassic vertebrate fauna from South West Africa. *Palaeont. afr.*, **16** : 1-15, 14 fig., 1 tabl.

KEYSER, A. W., et A. R. I. CRUIKSHANK, 1979. — The origins and classification of triassic Dicynodonts. *Trans. geol. Soc. S. Afr.*, **82** : 81-108.

LEHMAN, J.-P., 1961. — Dicynodontia. *In* : J. PIVETEAU, Traité de Paléontologie, **6** (1) : 287-353.

MARTIN, M., 1980. — *Mauritanichthys rugosus* n. gen., et n. sp., Redfieldiidae (Actinopterygii, Chondrostei) du Trias supérieur continental marocain. *Geobios*, **13** (3) : 437-440.

— 1980. — *Dipteronotus gibbosus* (Actinopterygii, Chondrostei), nouveau Colobodontide du Trias supérieur continental marocain. *Geobios*, **13** (3) : 445-449.

— 1981. — Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. *Stuttg. Beitr. Naturk.*, Ser. B, **69** : 30 p.

— 1982. — Les Actinoptérygiens (Perleidiformes et Redfieldiiformes) du Trias continental du couloir d'Argana (Atlas occidental, Maroc). *Neues Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **162** (3) : 352-372.

OLSEN, P. E., et P. E. GALTON, 1984. — A review of the reptile and amphibian assemblages from the

Stormberg of Southern Africa, with special emphasis on the footprints and the age of the Stormberg. *Palaeont. afr.*, **25** : 87-110.

PEARSON, H. S., 1924. — The skull of the Dicynodont Reptile *Kannemeyeria*. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 793-826, 18 fig.

— 1924. — A Dicynodont Reptile reconstructed. *Proc. Zool. Soc. Lond.* : 827-855.

ROMER, A. S., et L. I. PRICE, 1944. — *Stahleckeria lenzii*, a giant triassic brazilian Dicynodont. *Bull. Mus. Zool. Harv.*, **93** (4) : 465-491, 11 fig.

ROY CHOWDHURY, T., 1970. — Two new Dicynodonts from the Triassic Yerrapalli formation of central India. *Palaeontology*, G.B., **13** (1) : 132-144, 7 fig.

SIGOGNEAU-RUSSELL, D., et A. L. SUN, 1981. — A brief review of Chinese synapsids. *Geobios*, **14** (2) : 275-279.

SOLLAS, I. B. J., et W. J. SOLLAS, 1916. — On the structure of the Dicynodont Skull. *Phil. Trans. R. Soc.*, **346** : 531-539.

SUN, A. L., 1960. — On a new genus of Kannemeyerids from Ningwu, Shansi. *Vertebr. palasiat.*, **4** (2) : 67-81, 2 pl., 11 fig.

— 1963. — The Chinese Kannemeyerids. *Palaeont. sin.*, **17** : 73-109, 56 fig., 9 pl.

— 1978. — Two new genera of Dicynodontidae. *Mem. Inst. vertebr. Paleont., Peking*, **13** : 19-25, 7 fig.

— 1978. — On occurence of *Parakannemeyeria* in Sinkiang. *Mem. Inst. vertebr. Paleont., Peking*, **13** : 47-54, 7 fig., 3 pl.

TIXERONT, M., 1973. — Lithostratigraphie et minéralisations cuprifères et uranifères stratiformes syngénétiques et familières des formations détritiques permo-triasiques du couloir d'Argana, Haut-Atlas occidental (Maroc). *Notes Serv. géol. Maroc*, **33** (249) : 147-177.

TUCKER, M. E., et M. J. BENTON, 1982. — Triassic environments, climates and Reptiles evolution. *Palaeogeog., Palaeoclimat., Palaeoeco.*, **40** : 361-379.

WATSON, D. M. S., 1948. — *Dicynodon* and its Allies. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, **118** (111) : 823-877.

— 1960. — The anomodont skeleton. *Trans zool. Soc. Lond.*, **29** : 131-208.

YEH, H.-K., 1959. — New Dicynodont from *Sinnokannemeyeria*-Fauna from Shansi. *Vertebr. palasiat.*, **3** (4) : 187-204, 11 fig., 6 pl.

PLANCHE I

A, F, G : Massif facial ALM.37 en vues latérale droite, postérieure et ventrale.
B : Maxillaire, prémaxillaire et canine droits de ALM.8.
C, D : Maxillaire, prémaxillaire et canine droits de ALM.15.
E : ALM.4.
H, I : Arrière-crâne fragmentaire ALM.10.
J : Squamosal gauche ALM.12.
K : Squamosal gauche ALM.13.

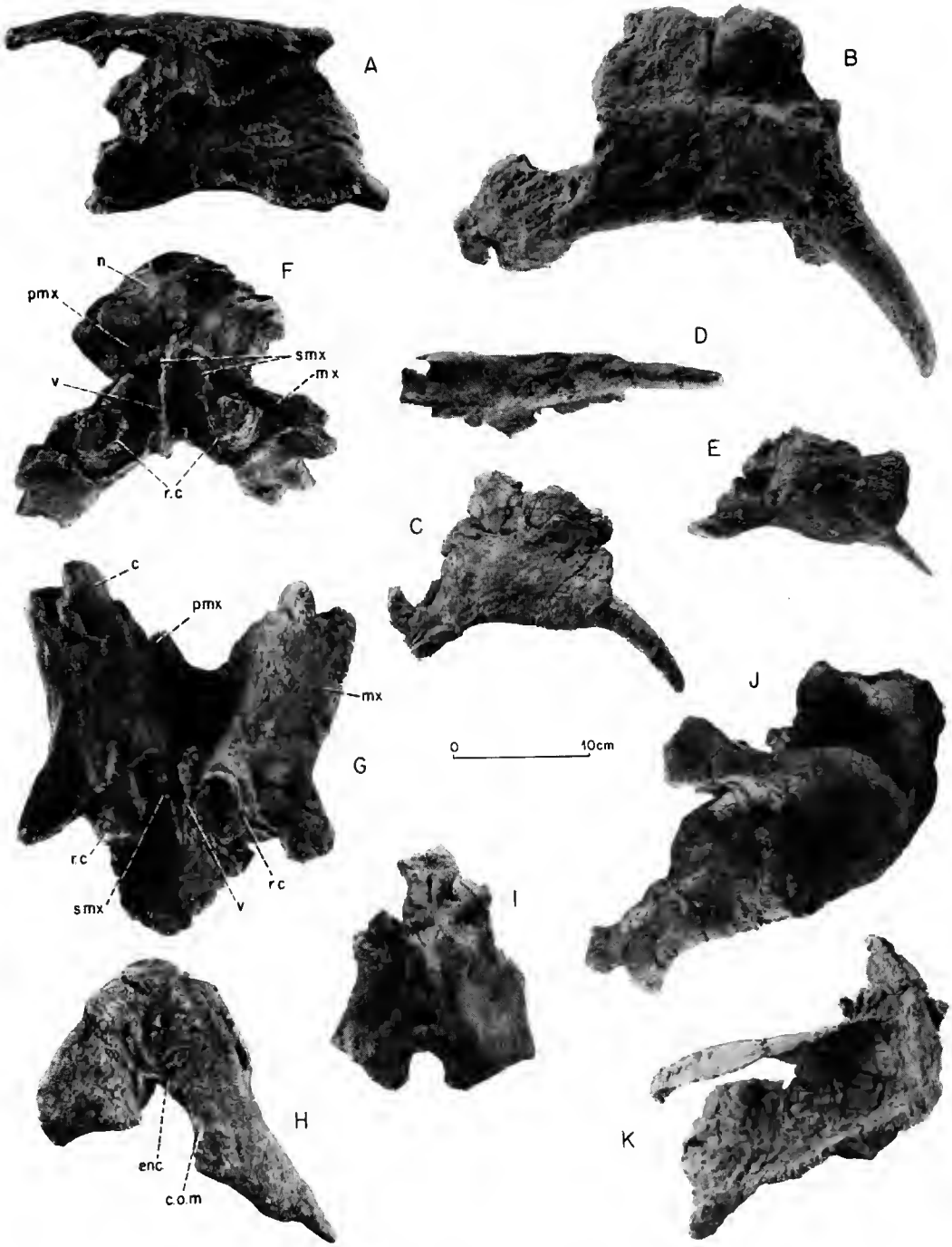


PLANCHE I

PLANCHE II

A, B, C : Partie antérieure de mandibule (ALM.167).
D, E, F, G, H : Mandibule en vues latérale droite, dorsale, ventrale, interne gauche et postérieure, ALM.38.
I, J, K : Mandibule en vues latérale gauche, et ventrale, ALM.80.
K : Articulation gauche en vue supérieure, ALM.80.

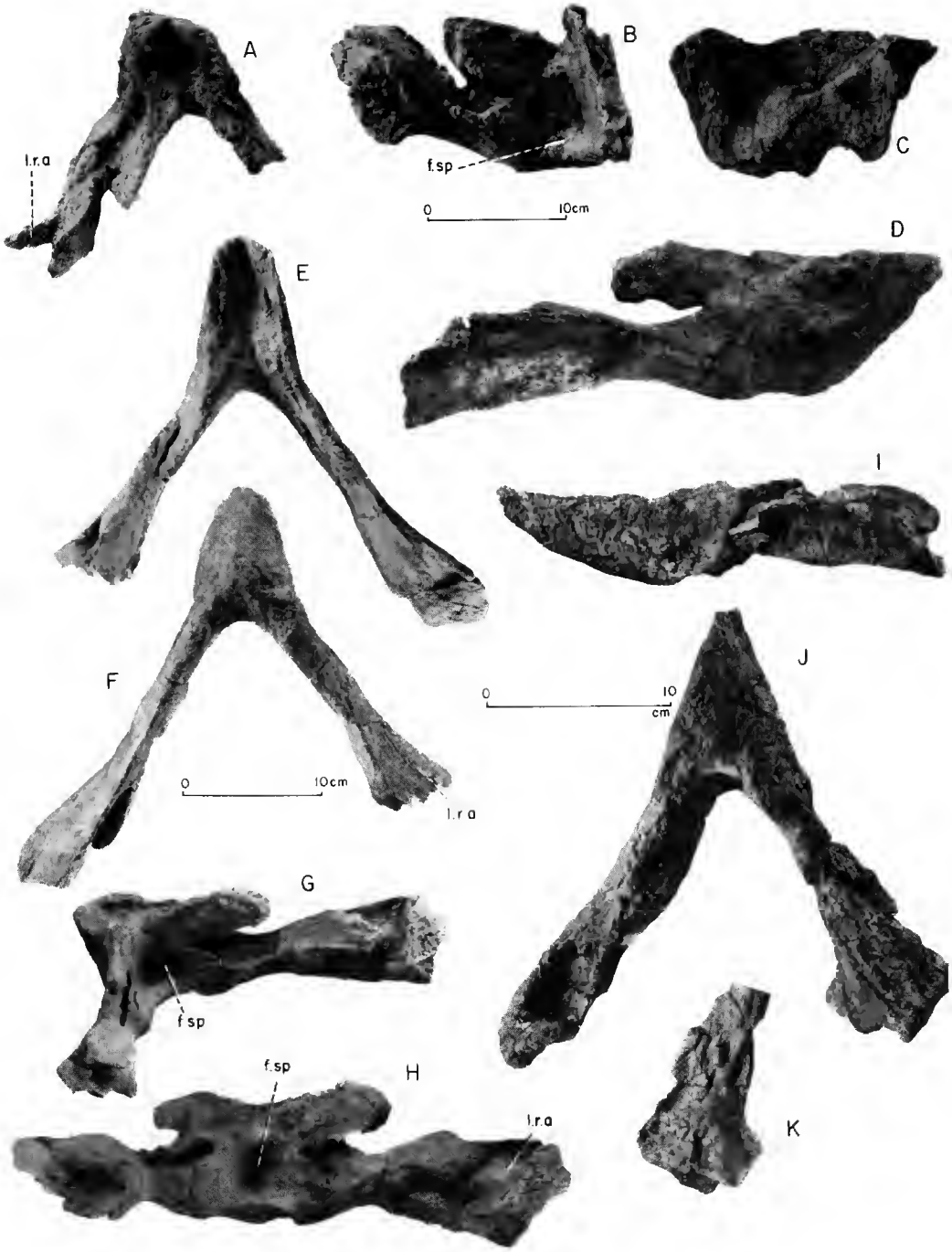


PLANCHE II

PLANCHE III

A : Vue dorsale partielle (massif facial) du crâne ALM.280.
B : Arrière-crâne de ALM.280, vu de l'avant.
Premier plan : espace situé sous l'écaille fronto-pariétale.
Second plan : ensellure pinéale et crête pariétale.
C : Face occipitale de ALM.280, orientée pariétaux vers le bas.
D : Vue postérieure partielle de ALM.280.
Premier plan : écaille supraoccipitale et postpariétale.
Second plan : ensellure pinéale et écaille fronto-pariétale.
E : Massif occipital ALM.268 en vue ventrale.
F : Massif occipital ALM.268 en vue postérieure.

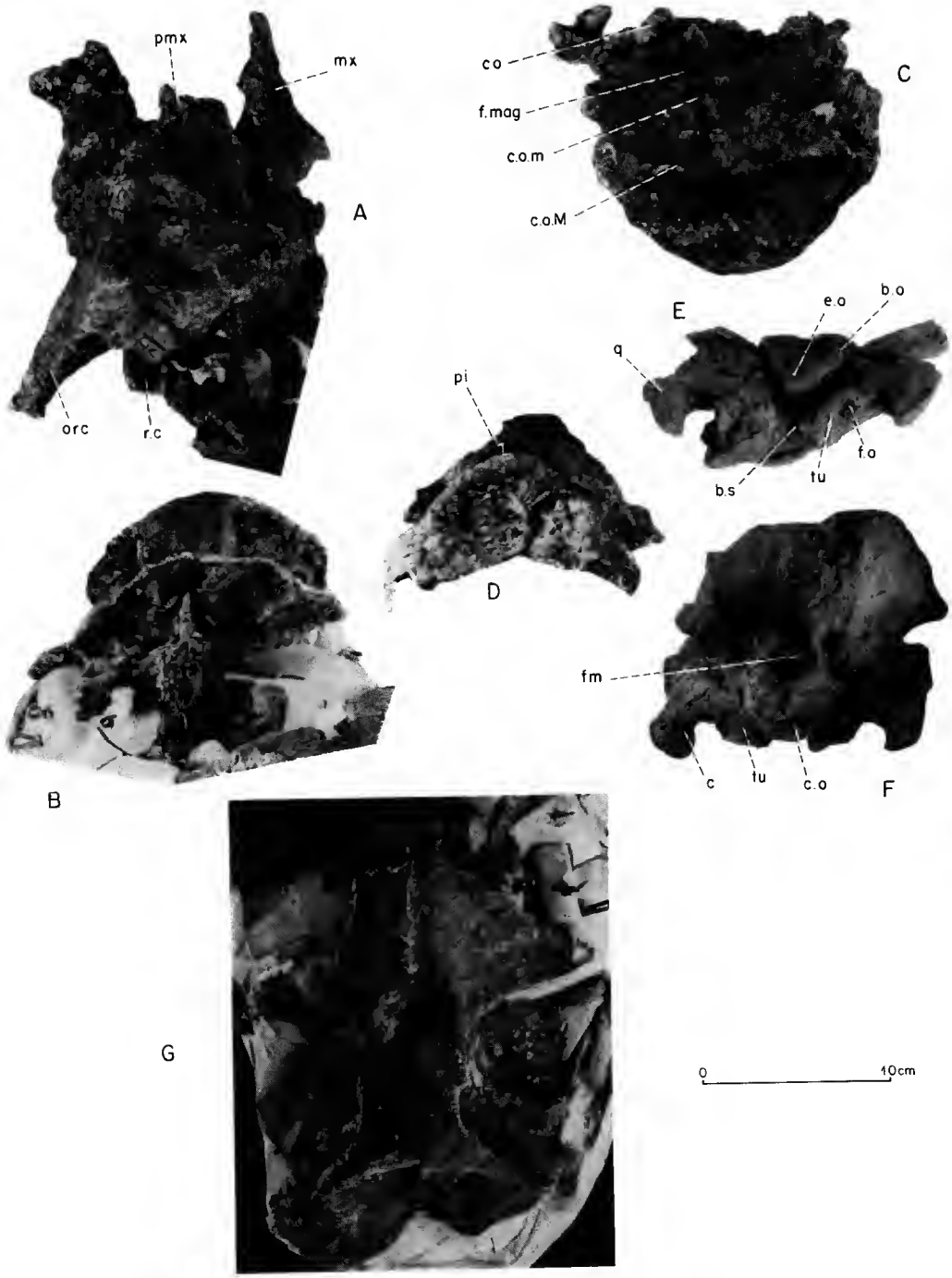

pmx
mx
A
orc
r.c
co
f.mag
c.o.m
c.o.M
C
E
e.o
b.o
q
f.o
tu
b.s
pi
D
B
fm
c
tu
c.o
F
G
0
10cm

PLANCHE III

PLANCHE IV

Spécimen ALM.280.

A : Vue latérale droite du massif facial.
B : Vue de dessous.
C : Vue latérale gauche.

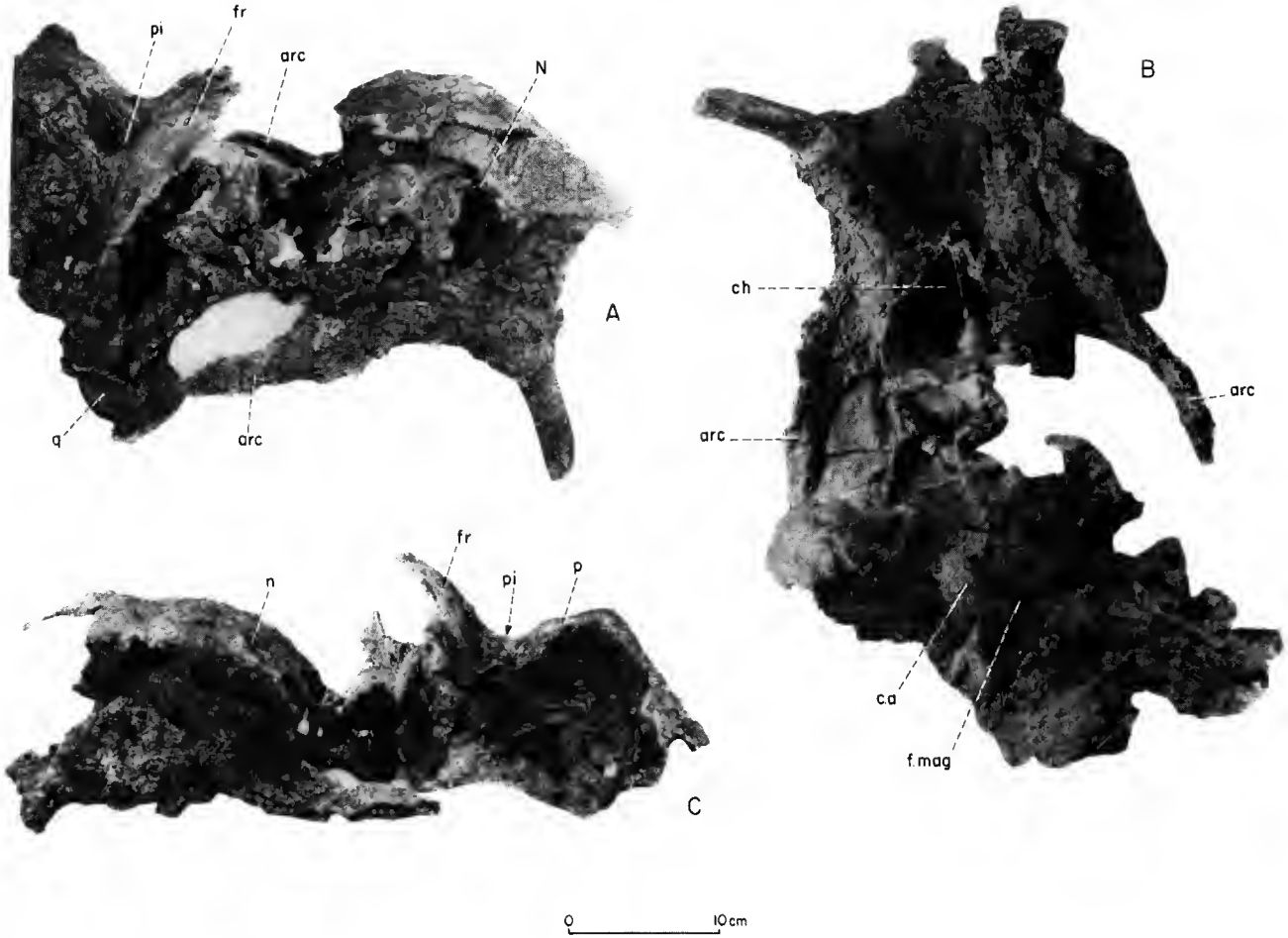


PLANCHE IV

PLANCHE V

Spécimen ALM.281.

A : Face droite.
B : Face gauche.
C : Vue postéro-inférieure.
D : Vue supéro-latérale droite.

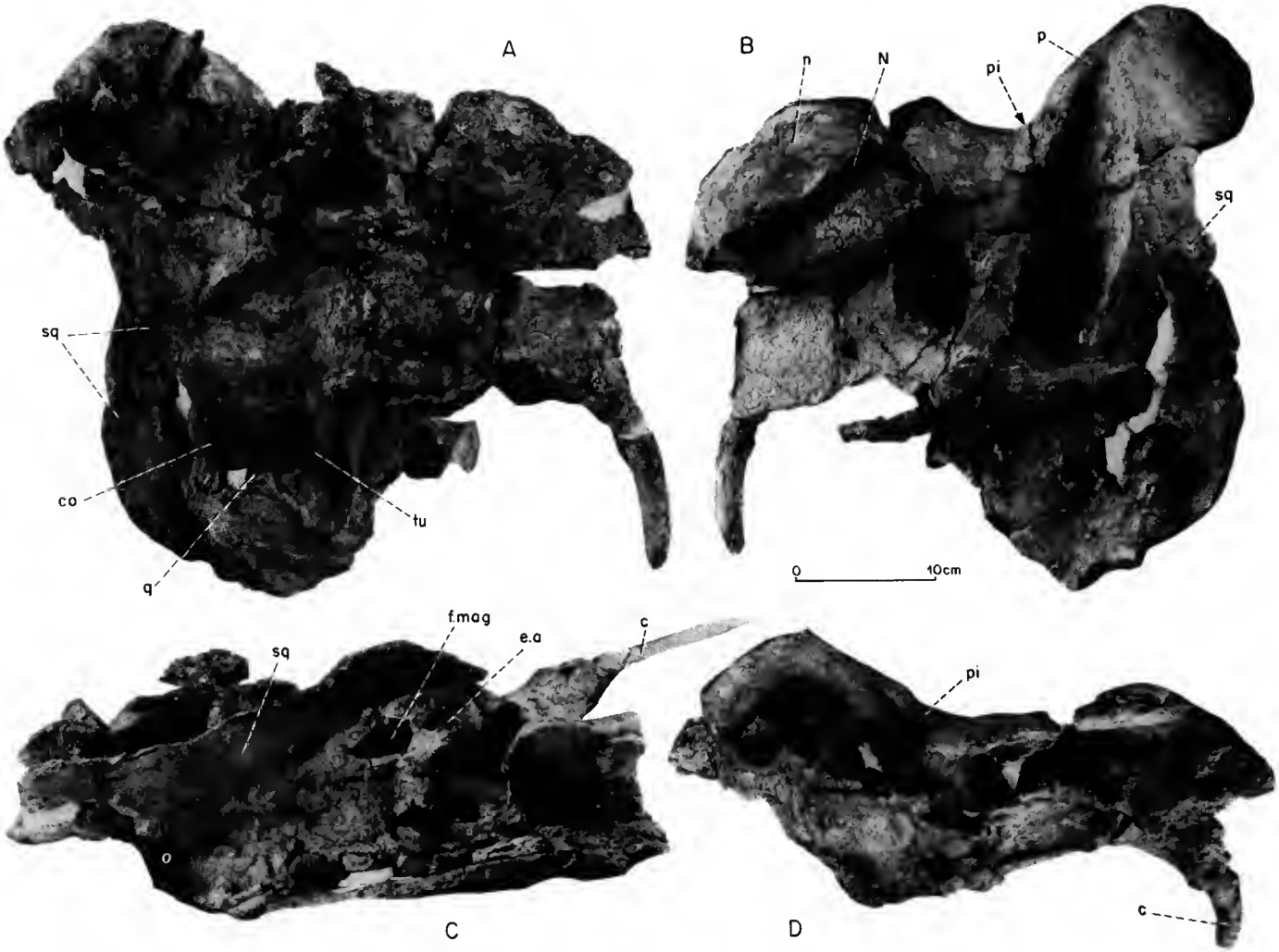


PLANCHE V

Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., **10**, 1988,
section C, n° 3 : 287-302.

Nouveau matériel d'*Antineosteus lehmani* Lelièvre, 1984 (Placoderme, Brachythoraci) et d'Acanthodiens du Dévonien inférieur (Emsien) d'Algérie

par Hervé LELIÈVRE

Résumé. — Les quelques plaques dermiques fragmentaires que nous présentons proviennent du Dévonien inférieur (Emsien supérieur) d'Algérie. Leur description apporte des éléments nouveaux sur la morphologie d'*Antineosteus lehmani*, un Brachythoraci primitif initialement décrit du Dévonien inférieur du Maroc, et sur l'analyse des relations phylogénétiques de ce groupe de Placodermes. Le programme d'analyse phylogénétique Mac Clade, pour microordinateur Mac Intosh, a été utilisé pour aborder ce problème de phylogénie.

Abstract. — Some fragmentary and isolated material from the upper Emsian of Algeria (Northern Africa) are briefly described. They bring new elements concerning the morphology of *Antineosteus lehmani*, a primitive brachythoracid, and on the phylogenetic analysis of this group. The phylogenetic analysis program Mac Clade has been used for the treatment of the data concerning the problem of the primitive brachythoracid relationships. As long as some taxa remain poorly known some points on the relationships between Homosteidae, Taemasosteidae and Buchanosteidae will remain unresolved.

H. LELIÈVRE, *Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, UA 12 CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris.*

INTRODUCTION

Les faunes de poissons dévoniens d'Algérie n'étaient connues jusqu'à présent que par les quelques restes décrits par LEHMAN (1963). Ceux-ci ont fait apparaître une étroite similitude avec les ichthyofaunes du Maroc tant pour le Dévonien inférieur que pour le Dévonien supérieur, avec cependant quelques originalités, notamment la présence d'un Pétalichthyide inconnu jusqu'ici dans le Dévonien du Maroc. Il n'est cependant pas étonnant de remarquer une telle communauté de faune entre deux régions proches géographiquement tant aujourd'hui qu'à l'époque dévonienne.

Le matériel décrit ici provient du lieu-dit « Kilomètre Trente » (30 km au sud-sud-est de Beni-Abbès) et il est situé stratigraphiquement dans la zone à *Nowakia elegans*, Emsien supérieur. Ce matériel m'a été confié pour étude par le Pr. H. K. ERBEN (Bonn) que je tiens à remercier.

Quoique moins bien conservé que le matériel de l'Emsien du Tafilalt ou de la vallée du Dra (LEHMAN, 1976, 1977 ; LELIÈVRE, 1984*a*, *b*), celui d'Algérie apporte des éléments nouveaux quant à la connaissance de l'anatomie d'*Antineosteus* notamment sur la structure de la plaque médiane dorsale, ainsi que sur celle du parasphénoïde qui étaient inconnues dans le matériel

marocain. Hormis ces plaques, d'autres, bien que mal conservées, ont pu être identifiées : il s'agit des plaques nuchale, postorbitaire et pinéale du toit crânien, et des plaques dorsolatérale antérieure droite, dorsolatérale postérieure droite et latérale antérieure droite de la cuirasse du tronc.

L'attribution au genre *Antineosteus* se justifie par la forme de la plaque pinéale, celle, élargie, de la fossette pinéale, et par la morphologie générale des plaques dorsolatérales antérieure et postérieure.

Liste des abréviations

c.art, condyle articulaire; *cr.m.hyp*, crête médiohypophysaire; *cr.ppi*, crête prépinéale; *cr.pt*, crête postérieure; *cr.ptpi*, crête postpinéale; *dp.lat*, dépressions latérales; *e.l*, expansions latérales; *f.b.hyp*, fosses basihypophysaires; *f.hyp*, fosses hypophysaires; *f.pi*, fossette pinéale; *l.s.p*, ligne sensorielle principale; *m.pi*, mammelon pinéal; *q.v*, quille ventrale; *s.art.car*, sillon artériel carotidien; *s.r.AL*, surface recouverte par la plaque latérale antérieure; *s.r.MD*, surface recouverte par la plaque médiane dorsale; *s.r.PrO*, surface recouverte par la plaque préorbitaire.

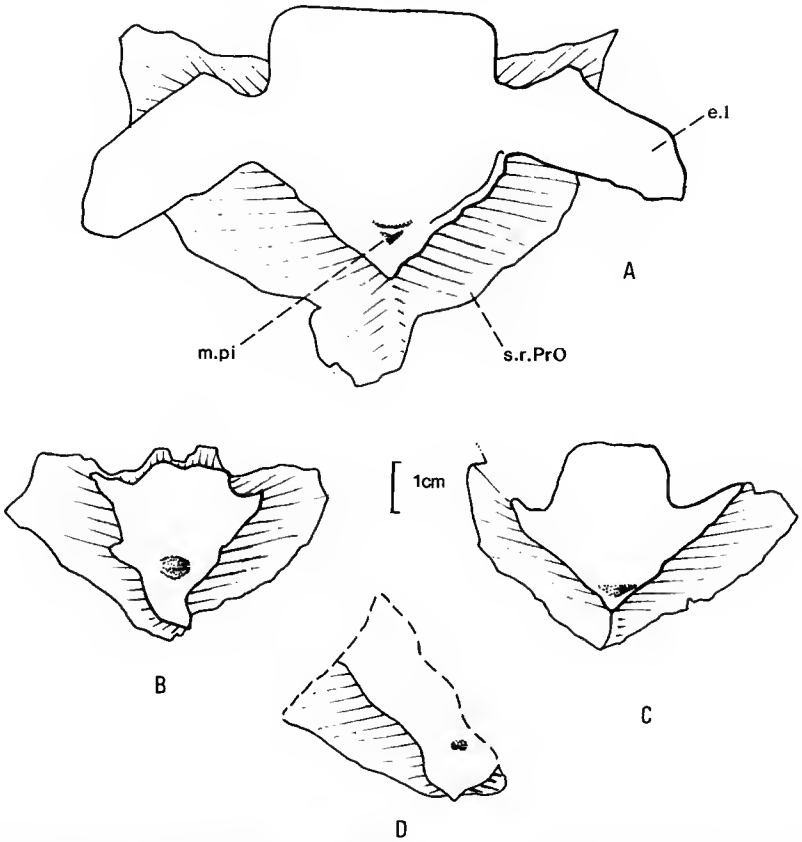


Fig. 1. — Variations dans le contour de la plaque pinéale chez *Antineosteus lehmani* : A, B, C, vues de la face dorsale de spécimens de l'Emsien supérieur de la région d'Akka, Maroc; MCD 76, MCD 77, MCD 66; D, plaque pinéale de l'Emsien du « Kilomètre Trente », Algérie.

Description

Le toit crânien est représenté, entre autres, par un fragment de plaque nuchale dont la face ventrale présente la région située en avant des fossettes infranuchales, aucun bord naturel n'est conservé.

La plaque pinéale (*Pi*, fig. 1D et 3E, F) : On y distingue la surface de recouvrement pour la plaque postorbitaire gauche (*s.r. Pro*) et l'amorce des expansions latérales (*e.l*) caractéristiques du genre *Antineosteus* (Lelièvre, 1984*b*). Dans l'angle postérieur de la plaque, un foramen s'ouvre dans la fossette pinéale sous-jacente. Bien qu'elle ait été déjà observée sur une des plaques pinéales du Maroc, cette disposition ne semble pas naturelle et serait peut-être due à une érosion superficielle de l'os qui, à ce niveau, est très mince.

En vue ventrale, la fosse pinéale (*f. pi*) est bien conservée; elle est étirée transversalement et délimitée antérieurement par une crête prépinéale (*cr. ppi*), moins développée que la crête postpinéale (*cr. ptpi*). La même disposition de toutes ces structures anatomiques se retrouve sur la plaque pinéale du matériel marocain d'*Antineosteus* (fig. 1 ; Lelièvre, 1984*b*, fig. 3, 4, 9b, 11).

Le parasphénoïde (*psph*, fig. 2A-C; 3A-C) : C'est un élément nouveau de l'anatomie d'*Antineosteus* que le matériel d'Algérie permet ainsi de compléter. Signalons que le parasphénoïde était inconnu jusqu'ici chez les Brachythoraci primitifs Homosteidae et Taemasosteidae. Sur la face dorsale, la région centrale forme une cuvette étirée transversalement dont le fond est occupé par la fosse hypophysaire (*f. hyp*) distinguée en deux dépressions

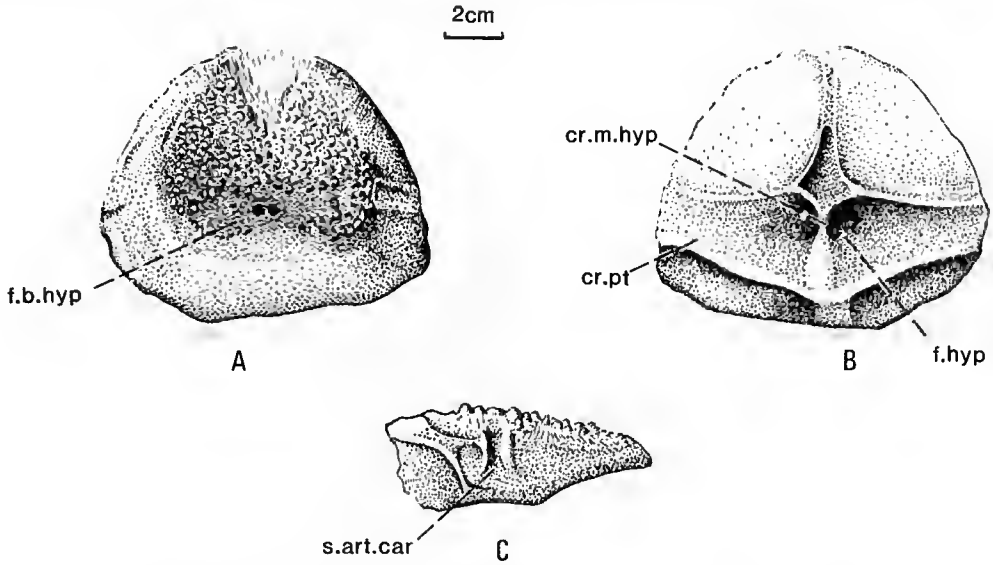


Fig. 2. — *Antineosteus lehmani*, Emsien supérieur du « Kilomètre Trente », Algérie. Parasphénoïde : A, face ventrale; B, face dorsale; C, vue latérale droite.

surmontées par une crête médiohypophysaire (*cr. mhyp*). La cuvette proprement dite est limitée antérieurement par deux crêtes qui ne confluent pas dans le plan médial du parasphénoïde, et dont le tracé est anguleux. La crête postérieure (*cr. pt*) donne sur la face postérieure qui est haute.

La surface ventrale du parasphénoïde est occupée par une surface ornementée de tubercules plus développés postérieurement, et dont l'allongement en une ligne courbe délimite une petite surface légèrement déprimée dont le fond est percé par les deux petits foramens buccohypophysaires. Leur position les situe juste à l'aplomb de la fosse hypophysaire (*f. hyp*); cette disposition est celle du parasphénoïde de *Coccosteus* (MILES & WESTOLL, 1968, fig. 18), d'*Incisoscutum ritchei* (DENNIS & MILES, 1981, fig. 15a, b). Plus large que long, le parasphénoïde d'*Antineosteus* évoque, par ses proportions, celui de *Dicksonosteus* (GOUJET, 1984, fig. 34, 37), et l'étirement transversal de la fosse hypophysaire se retrouve sur le parasphénoïde de *Dunkleosteus marsaisi* (observations personnelles). L'originalité de la structure de cette plaque réside dans l'étendue de la surface ventrale tuberculée et dans son contour général.

La plaque médiane dorsale (*MD*, fig. 3D, H) : Bien que son état de conservation ne soit pas parfait, cette plaque apporte malgré tout des éléments nouveaux par rapport à ceux déjà connus par le matériel du Maroc. En effet, la partie distale de la quille ventrale est conservée. Il existe un processus carinal mais sans surface articulaire pour la plaque submédiane dorsale (voir *Coccosteus*, MILES & WESTOLL, 1968, fig. 28c). En vue latérale, ce processus déborde le bord postérieur de la plaque comme c'est le cas chez *Taemasosteus* (WHITE, 1978, fig. 96, 97).

En vue postérieure, la région dorsale du processus carinal est large ; chaque bord latéral se poursuit en une crête qui rejoint la lame dorsale de la plaque. Une autre crête, de position médiale et située sur le processus carinal, sépare deux petites dépressions (*dp.lat*) dont la signification est inconnue, WHITE (1978 : 190) y voit des surfaces d'insertion musculaire.

La plaque dorsolatérale antérieure (fig. 3G) : C'est une plaque droite dont le condyle est bien conservé. La région postérieure ainsi que les surfaces de recouvrement pour la plaque médiane dorsale et celle pour la plaque latérale antérieure sont repérables, mais incomplètement préservées. Le tracé du sillon sensoriel pour la ligne latérale principale (*l.s.p*) est ondulé, particulièrement dans sa région antérieure. Le condyle (*c.art*) est très robuste. Il est porté par une forte crête développée sur la face viscérale de la plaque, pincé à son extrémité latérale, il s'élargit médialement. Sa surface, au contact de la fosse articulaire, est composée d'os criblé. Son bord dorsal est marqué par un sillon net.

REMARQUES SUR LE MATÉRIEL DU DÉVONIEN MOYEN D'ALGÉRIE (LEHMAN, 1963)

LEHMAN (1963, pl. 1C) a signalé dans le Siegenien, des restes de Pétalichthyidae, un aiguillon spinal, ainsi qu'une plaque latérale antérieure (attribuée à *Phlyctaenaspis*; LEHMAN, 1963, fig. 1E) qui peut également y être rapportée. Mais dans le Dévonien moyen, supposé Givétien, deux plaques latérales antérieures ont également été figurées (LEHMAN, 1963, pl. 2, 3) qui, d'après leur morphologie, pourraient très bien être celles d'un Brachythoraci primitif proche d'*Antineosteus* (voir caractère 3, fig. 4E).

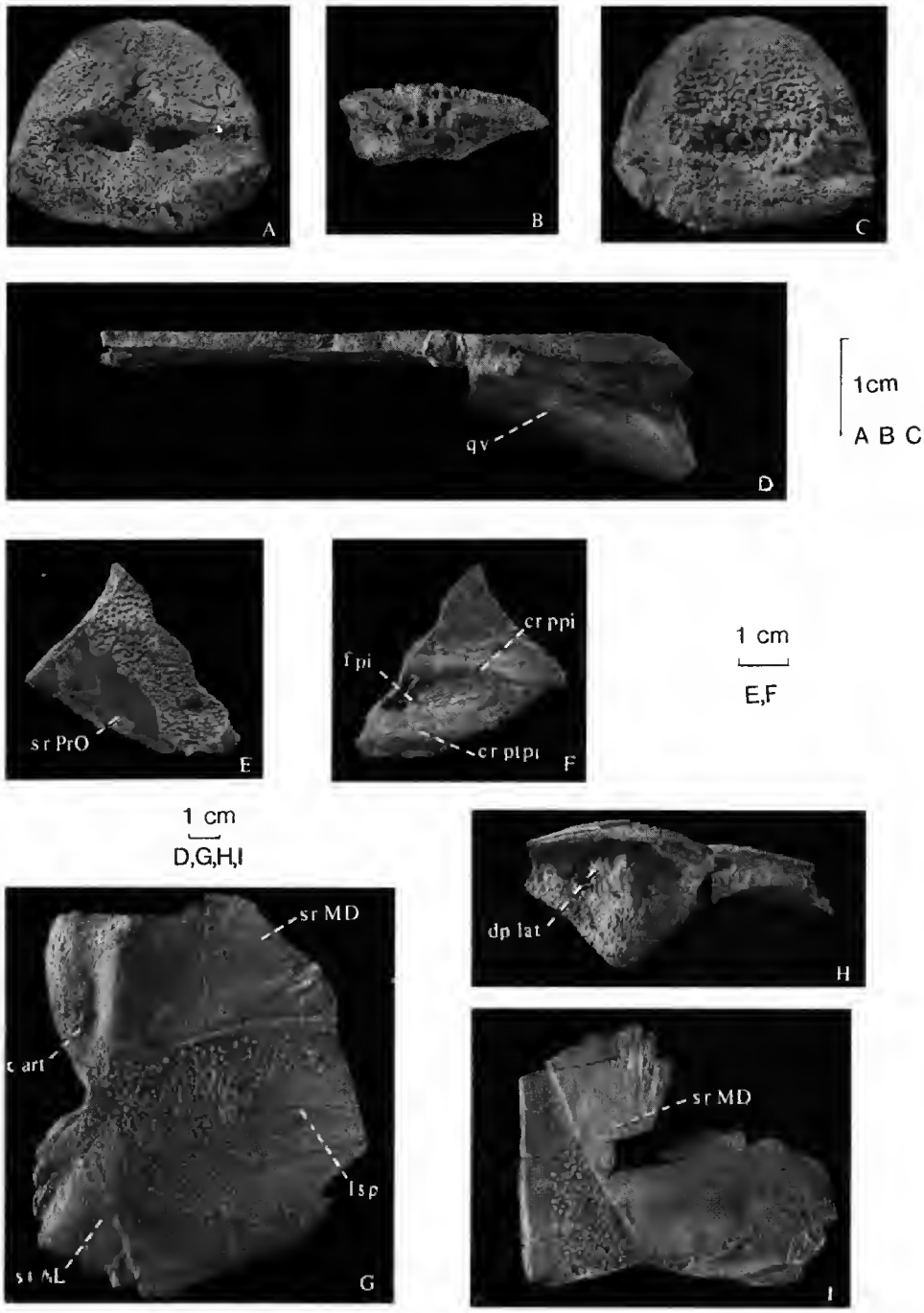


FIG. 3. — *Antineosteus lehmani*, Emsien supérieur, Algérie. Parasphénoïde : A, vue de la face dorsale; B, vue latérale droite; C, vue de la face ventrale. Plaque médiane dorsale : D, vue latérale gauche; H, vue de la face postérieure. Plaque pinéale : E, vue de la face dorsale; F, vue de la face ventrale. Plaque dorsolatérale antérieure gauche : G, vue de la face externe. Plaque dorsolatérale postérieure droite : I, vue de la face externe.

Remarques sur la phylogénie des Brachythoraci primitifs

L'analyse phylogénétique des Brachythoraci primitifs a été abordée à plusieurs reprises (Miles & Dennis, 1979; Dennis & Miles, 1979*a*, *b*, 1980, 1981; Dennis-Bryan & Miles, 1983; Young, 1981; Lelièvre, 1984*a*, *b*) soit dans le cadre général de la phylogénie des Arthrodires soit dans celui plus restreint de l'analyse phylogénétique des Brachythoraci. Dans ces deux cas, la notion de Brachythoraci primitifs, toujours utilisée, n'est que partiellement définie. Elle associe en principe les genres regroupés dans les cladogrammes (fig. 4) sans que ce regroupement soit en tout ou partie justifié. Le plus souvent les formes qui n'ont pas atteint le stade d'organisation de *Coccosteus*, ou qui ne sont pas interchangeables avec lui, sont à priori considérées comme des Brachythoraci primitifs. La distribution de leurs caractères n'est alors, le plus souvent, qu'une somme de symplésiomorphies. Mais, leur attribuer ce statut de groupe ancestral relève implicitement du fait que le « niveau d'organisation *Coccosteus* » représente l'état des caractères le plus dérivé. Le cladogramme que nous présentons (fig. 4E) complète celui que nous avions proposé (Lelièvre, 1984*a*, *b*). Il tient compte de la description d'une nouvelle espèce du genre *Taemasosteus* (Long, 1984) et des nouveaux éléments apportés par la description du matériel d'Algérie que nous venons de présenter, ainsi que de la description de *Tityosteus orientalis* (Krasnov & Mark-Kurik, 1982).

Les genres réunis dans le cladogramme (fig. 4) constituent un ensemble monophylétique défini par le caractère 1 (Lelièvre, 1984*a*, *b*), à savoir la présence de la ligne sensorielle post-suborbitaire sur la plaque sousorbitaire (y font pour l'instant exception *Tityosteus* et *Arenipscis* chez lesquels la plaque sousorbitaire est inconnue). Les relations phylétiques des trois genres du Dévonien inférieur d'Australie décrits par White (1978) sont, en partie, analysés. Ils ne sont qu'imparfaitement connus mais, comme le remarque Young (1981), ils possèdent un niveau d'organisation proche de celui de *Buchanosteus* qui impose, comme la présence du caractère 1, de les considérer comme des Brachythoraci primitifs. Seules, les positions de *Toombsosteus* et de *Burrinjucosteus* ne sont pas analysées car pratiquement impossibles à préciser étant donné le peu d'information dont on dispose sur leur anatomie. *Toombsosteus* est défini sur une unique plaque latérale antérieure (White, 1978 : 182) qui présente trop peu de caractères pour qu'on puisse faire figurer ce taxon dans notre hypothèse de phylogénie. *Burrinjucosteus* est certes connu plus complètement, mais pas suffisamment pour être intégré dans notre hypothèse de relations phylétiques; il présente néanmoins les caractères 3 et 9 (fig. 4). A l'exclusion d'*Holonema*, les autres taxons (Buchanosteidae, Homosteidae et Taemasosteidae) sont monophylétiques par les caractères 2 à 6, bien que pour certains, *Goodradigbeeon*, *Tityosteus* et *Atlantidosteus*, les points de comparaison soient peu nombreux car leur morphologie est encore imparfaitement connue.

Pour Young (1981), *Toombsosteus*, *Goodradigbeeon* et *Burrinjucosteus* peuvent être rassemblés en une trichotomie sur la synapomorphie suivante : une surface de recouvrement sur le bord ventral de la plaque latérale antérieure, qu'il considère donc comme une possible affinité. Si cette surface existe chez *Toombsosteus* (White, 1978, fig. 71), sa présence semble moins évidente chez *Burrinjucosteus* (*o.a. AVL*; White, 1978, fig. 67) et *Errolosteus* (Young, 1981, fig. 12). De plus, on comprend mal qu'il puisse s'agir d'une surface de recouvrement pour la plaque ventrolatérale antérieure, en vue externe, et qu'en vue interne cette région

constitue la lame supraspinale. Il paraît plus juste d'envisager que cette surface de recouvrement soit pour la plaque spinale. L'observation de YOUNG permet néanmoins de supposer qu'un contact court entre la plaque spinale et les plaques adjacentes — ventrolatérale antérieure et latérale antérieure — caractérise l'ensemble Taemasosteidae + Homosteidae (caractère 7), à l'exclusion des Buchanosteidae dont la fenêtre pectorale est fermée et qui possèdent une plaque spinale longue du type de celle des Coccosteidae. A la réunion de ces trois genres en une trichotomie, préconisée par YOUNG (1981, fig. 17), nous préférons proposer un groupement d'*Errolosteus* et de *Buchanosteus* qui repose sur le partage du caractère 18 (fig. 4). Notre proposition de la définition du caractère 6 nous conduit à discuter les apomorphies 17 et 19 proposées par MILES & DENNIS (1979), DENNIS & MILES (1979*a*, 1979*b*, 1980, 1981, 1982), DENNIS-BRYAN & MILES (1983) et YOUNG (1981). Ces auteurs retiennent la présence d'un processus ou lame préorbitaire dermique de la plaque préorbitaire (caractère 19) comme une synapomorphie d'*Homostius* et des Eubrachythoraci, excluant *Buchanosteus*. Pour YOUNG (1981), ce même caractère ne définit que les seuls Eubrachythoraci. Pour nous, ce caractère peut être corrélé au caractère 17 de ces mêmes auteurs, à savoir : la présence d'une lame sousorbitaire mince. En effet, il semble que le développement d'une lame sousorbitaire et l'existence d'un processus dermique préorbitaire s'accompagnent de la présence d'yeux en position latérale. Implicitement ces deux caractères semblent être définis d'après leur morphologie chez *Coccosteus* (voir l'évolution de la position du caractère 17 sur le cladogramme de DENNIS & MILES de 1979 à 1983). Par contre, chez les Brachythoraci primitifs, où les yeux sont généralement situés plus en avant, la lame sousorbitaire est aussi plus courte. De plus, trois cas proches peuvent être distingués dans lesquels il ne peut y avoir de processus préorbitaire porté par la plaque préorbitaire : celui de *Buchanosteus* où il existe une plaque rostro-pinéale ; celui de *Goodradigbeeon* (WHITE, 1978, fig. 25) où l'on retrouve ce même complexe rostro-pinéal mais incomplètement fusionné ; enfin, celui d'*Arenipscis* (*o.a a* ; YOUNG, 1981, fig. 4) chez qui on peut supposer l'existence de plaques pinéale et rostrale séparées mais qui occuperaient une position topographique semblable au complexe rostro-pinéal. La lame sousorbitaire est toutefois présente ; elle est alors moins développée que chez *Coccosteus*, et l'orbite est fermée antérodorsalement par l'angle antérolatéral de la plaque rostro-pinéale (YOUNG, 1986, fig. 9b, c ; bien qu'il ne semble pas exister de contact dermique entre la plaque rostro-pinéale et la lame sousorbitaire de la plaque sousorbitaire).

A la proposition de ces auteurs, je préfère considérer la position latérale des yeux, conjuguée au développement d'une lame sousorbitaire et d'un processus dermique préorbitaire comme un caractère dérivé d'Eubrachythoraci (caractère 6, fig. 4). Ce choix pose cependant un problème : celui d'*Atlantidosteus* (LELIÈVRE, 1984*a*, fig.2 ; pl. 1a, b) qui, bien que ne figurant pas sur notre cladogramme, a une plaque sousorbitaire qui développe une longue lame sousorbitaire et qui possède des yeux probablement en position latérale. La présence du troisième élément — l'existence d'un processus dermique préorbitaire — est inconnue. Son existence imposerait alors l'apparition à deux reprises du caractère 6, puisque *Atlantidosteus* présente les caractères 1 et 3 qui en font un Brachythoraci primitif.

LÉGENDE DE LA FIGURE 4 A-F (p. 294-298).

Hypothèse des relations phylgénétiques des Brachythoraci primitifs. Les cladogrammes proposés (fig. 4A, B, C, D) ont été obtenus en utilisant le programme Mac Clade, d'après W. P. MADDISON & D. R. MADDISON, 1987. Dans la matrice des caractères, les différents états des caractères sont symbolisés par : un carré blanc (état plésiomorphe); un carré noir (état apomorphe); carré avec une croix (état intermédiaire); l'absence de symbole indique que le caractère n'a pu être observé, ou n'est pas conservé sur le matériel fossile.

i = caractère irréversible; r = caractère réversible; o = caractère orienté.

La définition des états apomorphes des caractères retenus sont :

1 — Présence de la ligne sensorielle postorbitaire sur la plaque sous-orbitaire.

2 — Sillons sensoriels de la plaque marginale décalés médialement.

3 — Angulation de la plaque latérale antérieure située en position haute.

4 — La plaque submarginale est allongée et possède des recouvrements avec les plaques sousorbitaire et marginale très étendus. Chez *Coccosteus* ces recouvrements sont moins étendus.

5 — Long contact entre les plaques marginale et centrale.

6 — Les orbites sont en position latérale, la lame sousorbitaire est longue, il existe un processus dermique porté par la plaque préorbitaire.

7 — La plaque spinale possède des contacts courts avec les plaques latérale antérieure et ventrolatérale antérieure.

8 — Plaque ventrolatérale antérieure à bord postérieur droit, pouvant s'accompagner d'une perte des plaques ventrolatérale postérieure et médiane ventrale postérieure.

9 — Disposition des sillons sensoriels sur la plaque sousorbitaire (LELIÈVRE, 1984*b*).

10 — Allongement des plaques ventrolatérales antérieures, présence d'une fosse subnuchale.

11 — Autapomorphie de *Taemasosteus* (LELIÈVRE, 1984*a*); bord dorsal de la plaque dorsolatérale postérieure horizontal.

12 — Morphologie de l'inférognathal : long et possédant un plateau broyeur denticulé.

13 — Suture entre les plaques pinéale et rostrale incomplète.

14 — Plaque pinéale avec expansions latérales, bord dorsal de l'orbite formé par la plaque postorbitaire seule.

15 — Morphologie générale des plaques paranuchale et nuchale proche, ce caractère bien que retenu n'est que peu satisfaisant.

16 — Orbites en position médiale (voir aussi YOUNG, 1981 : 265; DENNIS-BRYAN & MILES, 1983 : 149).

17 — Forme de la plaque pinéale cf. définition par YOUNG (1981 : 246).

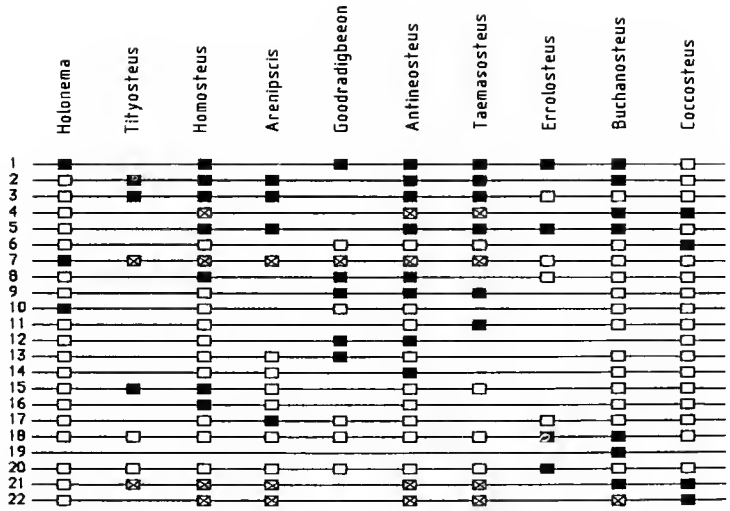
18 — Même organisation morphologique du toit crânien.

19 — Présence de sept nerfs cranio-spinaux (YOUNG, 1979).

20 — Définition d'*Errolosteus* (YOUNG, 1981 : 257).

21 — Existence d'un processus carinal à la plaque médiane dorsale (cf. DENNIS-BRYAN & MILES, 1983, caractère 18, fig. 1). Chez *Coccosteus*, il existe un processus carinal qui porte une fosse en cuilleron pour la plaque submédiane dorsale.

22 — Épaississement nuchal développé sous la plaque paranuchale seule, avec présence d'une fosse subnuchale chez *Holonema*. Épaississement nuchal développé sur l'ensemble de l'arche nuchal chez *Coccosteus*.



DATA MATRIX:

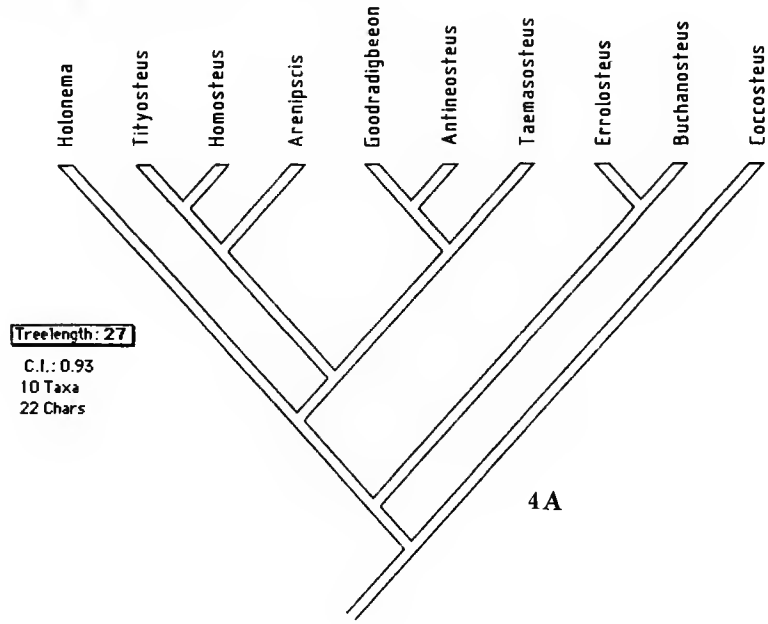
Holonema	10000	02001	00000	000?0	00
Taemasosteus	11111	01?1?	1???0	??0?0	11
Goodradigbeeon	1????	01110	?11??	?00?0	??
Antineosteus	11111	01110	01010	000?0	11
Tityosteus	?11??	?1???	????1	??0?0	1?
Homosteus	11111	01100	00001	100?0	11
Arenipscis	?11?1	?1???	??000	010?0	11
Errolosteus	1?0?1	?00??	?????	?01?1	??
Buchanosteus	11021	00000	0?000	00110	21
Coccosteus	00020	10000	00000	000?0	22

ASSUMPTIONS ABOUT CHARACTERS
TRANSFORMATION TYPES:

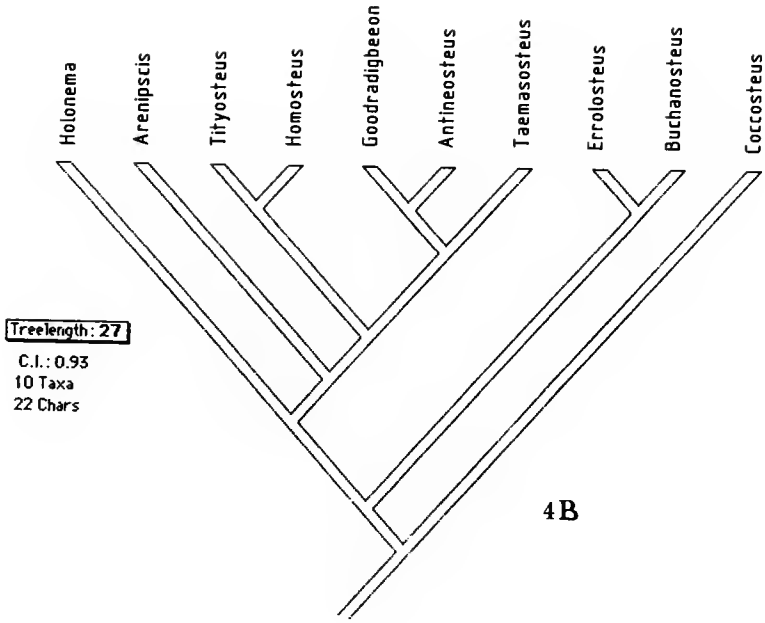
			1		2
Char	12345	67890	12345	67890	12
Types:	lrror	iorrr	rrrrr	rrrrr	o

CHARACTER WEIGHTS.

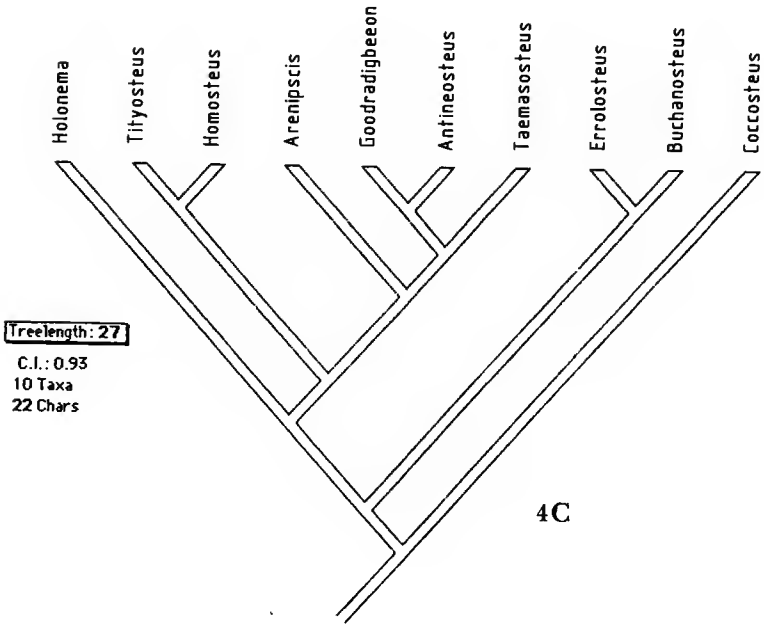
			1		2
Char.	12345	67890	12345	67890	12
Weights:	11111	11111	11111	11111	11



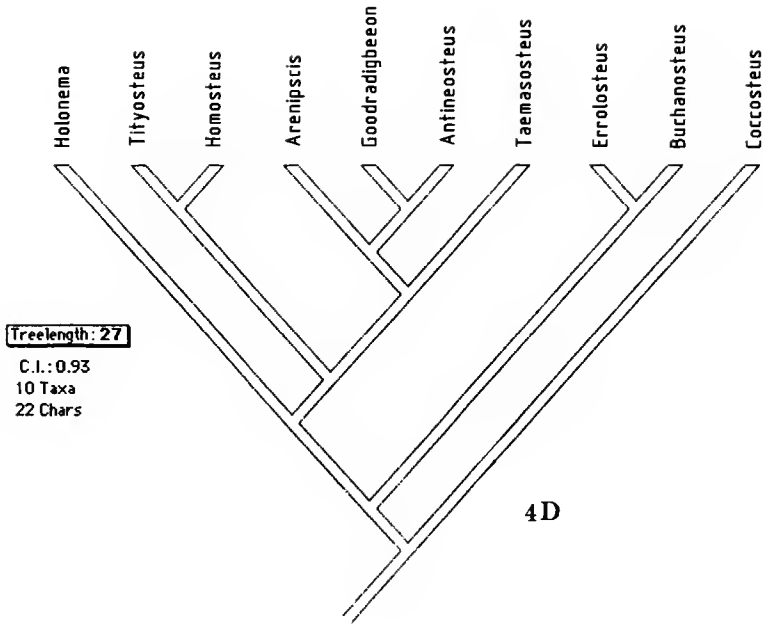
4A


Holonema
Arenipscis
Tityosteus
Homosteus
Goodradigbeeon
Antineosteus
Taemasosteus
Errolosteus
Buchanosteus
Coccosteus
Treelength: 27
C.I.: 0.93
10 Taxa
22 Chars

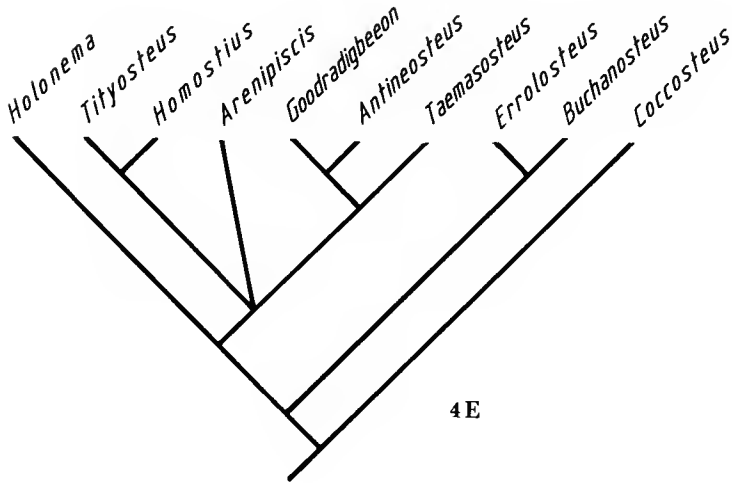
4B


Holonema
Tityosteus
Homosteus
Arenipscis
Goodradigbeeon
Antineosteus
Taemasosteus
Errolosteus
Buchanosteus
Coccosteus
Treelength: 27
C.I.: 0.93
10 Taxa
22 Chars

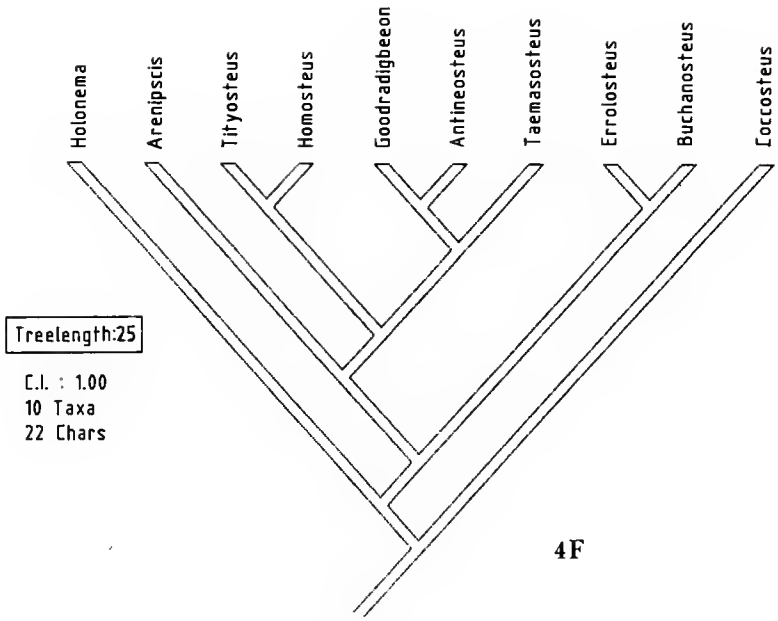
4C


Holonema
Tityosteus
Homosteus
Arenipscis
Goodradigbeeon
Antineosteus
Taemasosteus
Errolosteus
Buchanosteus
Coccosteus
Treelength: 27
C.I.: 0.93
10 Taxa
22 Chars

4D


Holonema
Tityosteus
Homostius
Arenipiscis
Goodradigbeeon
Antineosteus
Taemasosteus
Errolosteus
Buchanosteus
Coccosteus

4E



ASSUMPTIONS ABOUT CHARACTERS
TRANSFORMATION TYPES:

		1		2	
Char. :	12345	67890	12345	67890	12
Types:	rrrur	rurrr	rrrrr	rrrrr	uu

CHARACTER WEIGHTS:

		1		2	
Char. ;	12345	67890	12345	67890	12
Weights:	11111	11111	11111	11111	11

Goodradigbeeon est placé comme taxon-frère d'*Antineosteus* dans un petit groupe monophylétique défini sur la morphologie de l'inférognathal : la présence d'un plateau broyeur composé de tubercules est unique à ces deux genres (caractère 12, fig. 4). *Goodradigbeeon* reste malgré tout très imparfaitement connu, mais les quelques éléments qui sont conservés — surtout la disposition des sillons sensoriels sur la plaque sousorbitaire — justifient sa situation à proximité de *Taemasosteus* et d'*Antineosteus* dans notre cladogramme (caractère 9, fig. 4). Ajoutons que cette disposition des sillons sensoriels de la plaque sousorbitaire est aussi celle figurée sur une pièce décrite par Long (1984, fig. 7f), qui pourrait être ainsi rapportée à l'un des deux genres d'Australie.

Il reste clair que l'hypothèse de relations phylétiques proposée n'est fondée que sur un nombre insuffisant de caractères et que, de plus, ils ne peuvent être observés dans tous les cas. Néanmoins, certaines des propositions qui sont faites répondent, en partie, aux questions

soulevées par YOUNG (1981 : 269). L'une d'entre elles — l'acquisition séparée de différents types d'organisation de toit crânien chez les Brachythoraci — semblerait liée à la position des orbites, tout au moins en ce qui concerne sa région antérieure. Dans certains cas, la redéfinition des caractères (caractères 17 et 19, MILES & DENNIS, 1979; DENNIS & MILES, 1979*a*, *b*, 1980, 1981, 1982; DENNIS-BRYAN & MILES, 1983; YOUNG, 1981) a permis d'éliminer les parallélismes gênants qui découlaient des définitions proposées par ces auteurs.

ANALYSE INFORMATISÉE DE LA PHYLOGÉNIE

(Commentaire de la figure 4).

L'utilisation du programme informatique d'analyse phylogénétique Mac Clade pour traiter les relations de parenté entre les divers taxons de Brachythoraci primitifs n'a pas permis de trouver un arbre phylétique unique à partir des caractères retenus pour cette analyse. Il existe en fait quatre arbres phylétiqtes équivalents, du point de vue de leur longueur ou du nombre de pas évolutifs, mais qui représentent quatre solutions différentes. La non-résolution de ce problème phylogénétique repose, entre autres, sur la position d'un taxon : *Arenipsois westolli* (YOUNG, 1981). Ce taxon peut en effet être considéré tantôt comme faisant partie d'un groupe monophylétique qui réunit les Homosteidae (*Tityosteus* et *Homostius*; fig. 4A), tantôt comme un groupe-frère de l'ensemble Homosteidae plus Taemasosteidae (*Antineosteus*, *Taemasosteus* et *Goodradigbeeon*: fig. 4B). Si l'on ne considère que les Taemasosteidae, *Arenipsois* peut être placé comme taxon-frère de ce groupe (fig. 4C), ou d'un petit ensemble monophylétique qui réunit *Antineosteus* et *Goodradigbeeon* (fig. 4D). Ainsi, la seule représentation graphique qui traduise cette non-résolution est celle où intervient un point triple (fig. 4E).

La cause de cette non-résolution tient non seulement au fait que les caractères retenus pour résoudre le problème de phylogénie des brachythoraci primitifs ne sont pas observés pour tous les taxons (voir les nombreux points d'interrogation sur la matrice des caractères), mais aussi que ce programme, qui utilise la parcimonie, interprète ce manque de données de la façon la plus économique (voir la valeur élevée de l'indice de cohérence); les caractères observés orientent ainsi l'interprétation des caractères non observés.

De plus, la représentation graphique (fig. 4F) pour laquelle une transformation particulière des caractères a été choisie, et où les caractères sont considérés soit comme réversibles soit comme non ordonnés selon le nombre d'état qu'ils présentent, souligne la non-résolution du problème posé. En effet, il a été possible d'obtenir quatre représentations, les mêmes que précédemment, avec pourtant un indice de cohérence égal à 1,00 et un nombre de pas évolutifs plus petit. Une telle valeur de l'indice de cohérence apparaît comme contradictoire puisqu'elle indique qu'il n'y aurait aucune homoplasie, ce qui ne ressort pas du résultat de notre analyse.

AUTRE MATÉRIEL

Lors du dégagement des plaques dermiques d'*Antineosteus* nous avons récolté dans la microfaune quelques écailles d'Acanthodiens que leur morphologie coronale conduit à rapporter, pour les unes dépourvues d'ornementation, à des Acanthodidae indet. (fig. 5E),

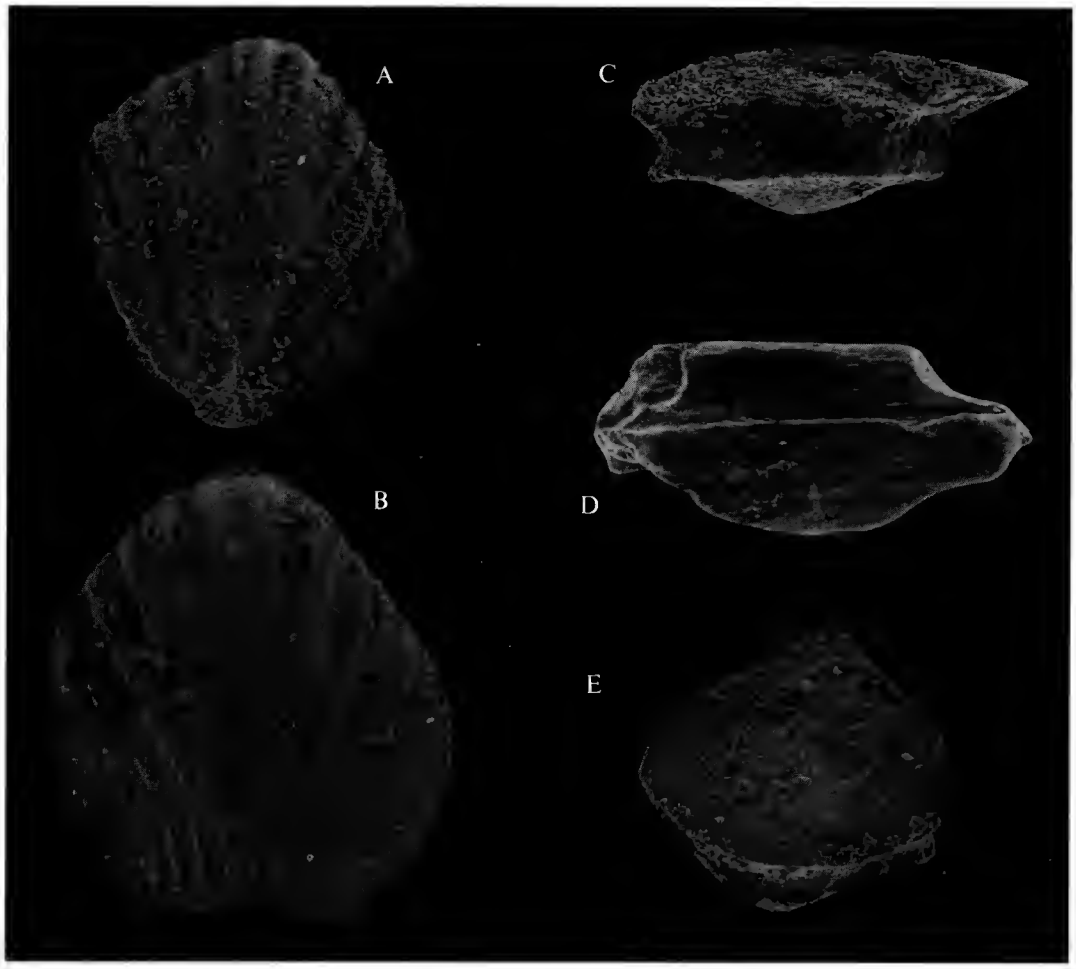


FIG. 5. — *Haplacanthus* sp. : A, écaille en vue coronale (× 45); B, écaille en vue coronale (× 45); C, écaille en vue latérale (× 45); D, fragment d'aiguillon en vue latérale (× 30); E, Acanthodidae indet. écaille en vue oblique supérieure (× 70).

pour les autres (fig. 5A-C), à des Acanthodii incertae sedis (DENISON, 1979). Pour ces dernières, l'ornementation et la disposition des stries de leur couronne les rapprocheraient d'*Haplacanthus perseensis* (GROSS, 1947, pl. 25, fig. 6). Cette détermination serait indirectement confirmée par la morphologie d'un petit fragment d'aiguillon qui y était associé et sur lequel la présence d'un sillon latéral qui isole une crête antérieure, évoque la morphologie observée chez *Haplacanthus marginalis* (AGASSIZ, 1844, pl. 33, fig. 4-6). Néanmoins, cette détermination qui repose sur l'association entre écaille et aiguillon, si elle est parfois utilisée, n'est pas à l'abri de critiques et ne constitue pas une certitude absolue quant à l'exactitude de la détermination.

Remerciements

Je tiens à exprimer mes remerciements à D. GOUJET pour ses remarques et ses critiques sur le manuscrit, ainsi que pour m'avoir initié à l'utilisation du programme informatique Mac Clade. Les photographies sont de D. SERRETTE et L. MERLETTE. S. LAROCHE a réalisé les clichés au MEB.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGASSIZ, L., 1844. — Monographie des Poissons fossiles des Vieux grès rouges ou Système Dévonien (Old Red Sandstone) des Îles britanniques et de Russie. Neuchâtel, 171 p.

DENISON, R. H., 1979. — Acanthodii. *In* : G. FISCHER (ed.), Handbook of Palaeoichthyology, **5** : 62 p., 35 fig.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1979*a*. — A second eubrachythoraci arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **67** : 1-19.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1979*b*. — Eubrachythoracid arthrodires with tubular rostral plates from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **67** : 297-328.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1980. — New durophagous arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **69** : 43-85.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1981. — A pachyosteomorph arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **73** : 213-258.

DENNIS, K., & R. S. MILES, 1982. — A eubrachythoracid arthrodire with a snubnose from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **75** : 153-166.

DENNIS-BRYAN, K., & R. S. MILES, 1983. — Further eubrachythoracid arthrodires from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **77** : 145-173.

GOUJET, D., 1984. — Les Poissons Placodermes du Spitsberg, Arthrodires Dolichothoraci de la Formation de Wood Bay (Dévonien inférieur). *Cah. Paléont.*, éd. CNRS : 1-284.

GROSS, W., 1947. — Die Agnathen und Acanthodier des obersilurischen Beyrichienkalks. *Palaeontographica*, Abt. A, **96** : 91-161.

KRASNOV, V. I., & E. MARK-KURIK, 1982. — The first fossil fish in the limestome of the Tashtyp Formation of the South Minusinsk depression. *In* : Stratigraphy and Paleontology of the Devonian and Carboniferous. Moscow « Nauka ». *Trans. Inst. Geol. Geoph. Siberian Br.*, Acad. Sci. U.S.S.R., **5** (483) : 47-52.

LEHMAN, J. P., 1963. — A propos de quelques Arthrodires et Ichthyodorulites sahariens. *In* : Mélanges ichthyologiques. *Mém. Inst. fr. Afr. noire*, **68** : 193-200.

— 1976. — Nouveaux Poissons fossiles du Dévonien du Maroc. *Annl Paléont.* (*Vert.*), **62** (1) : 1-34.

— 1977. — Nouveaux Arthrodires du Tafilalt et de ses environs. *Annls Paléont.* (*Vert.*), **63** (2) : 105-132.

LELIÈVRE, H., 1984*a*. — *Atlantidosteus hollardi* n. g., n. sp., nouveau Brachythoraci (Vertébrés, Placodermes) du Dévonien inférieur du Maroc présaharien. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4e sér., **6**, section C, (2) : 197-208.

— 1984*b*. — *Antineosteus lehmani* nov. gen., nov. sp., nouveau Brachythoraci du Dévonien du Maroc présaharien. Remarques sur la Paléobiogéographie des Homostéides de l'Emsien. *Annls Paléont.* (*Vert.*), **70** (2) : 115-158.

LONG, J. A., 1984. — New Placoderm fishes from the Early Devonian Buchan group, Eastern Victoria. *Proc. R. Soc. Vict.*, **96** (4) : 173-186.

MADDISON, W. B., & D. R. MADDISON, 1987. — Mac Clade Version 2.1.

MILES, R. S., & K. DENNIS, 1979. — A primitive eubrachythoraci arthrodire from Gogo, Western Australia. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **66** : 31-62.

MILES, R. S., & T. S. WESTOLL, 1968. — The Placoderm fish *Coccosteus cuspidatus* Miller ex Ag., from the Middle Old Red Sandstone of Scotland. *Trans. Roy. Soc. Edinb.*, **67** : 374-476.

WHITE, E. I., 1978. — The larger arthrodiran fishes from the area of the Burrinjuck Dam, N.S.W. *Trans. zool. Soc. Lond.*, **34** : 149-262.

YOUNG, G. C., 1979. — New information on the structure and relationships of *Buchanosteus* (Placodermi, Euarthrodira) from the early Devonian of New South Wales. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **66** : 309-352.

— 1981. — A new Early devonian brachythoracid (placoderm fishes) from the Taemas, Wee Jaspers region of New South Wales. *Alcheringa*, Sydney, **5** : 245-271.

— 1986. — The relationships of Placoderm fishes. *Zool. J. linn. Soc.*, London, **88** : 1-57.

ERRATA

Dans l'article : Christian DE MUIZON, « Le polyphylétisme des Acrodelphidae, Odontocètes longirostres du Miocène européen. » (*Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris,* **10**, 1988, section C, n° 1 : 31-88), remplacer dans tout le texte « Bologne » par « Belluno ».

Achevé d'imprimer le 27 janvier 1989.

Le Bulletin du 2e trimestre de l'année 1988 a été diffusé le 14 octobre 1988.

IMPRIMERIE NATIONALE

8 564 003 5

Recommandations aux auteurs

Les articles doivent être adressés directement au Sécrétariat du *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 57, rue Cuvier, 75005 Paris. Ils seront accompagnés : de la traduction du titre en anglais, d'un résumé en français et en anglais, de l'adresse du Laboratoire dans lequel le travail a été effectué (en note infrapaginale sur la première page).

Le *texte* doit être dactylographié à double interligne, avec une marge suffisante, recto seulement. Pas de mots en majuscules, pas de soulignages (à l'exception des noms de genres et d'espèces soulignés d'un trait). Il convient de numéroter les *tableaux* et de leur donner un titre ; les tableaux importants et complexes devront être préparés de façon à pouvoir être clichés comme des figures.

La liste des *références bibliographiques*, à la fin de l'article, devra être présentée par ordre alphabétique des noms d'auteurs, chaque référence étant indiquée ainsi : auteur, initiales du (ou des) prénom, date, titre d'article ou d'ouvrage (en entier), revue abrégée selon la *World list of Scientific Periodicals*, tome (souligné), numéro (entre parenthèses), deux points, pagination et illustrations.

Les *dessins et cartes* doivent être réalisés à l'encre de chine. Les *photographies* seront le plus nettes possible et tirées sur papier brillant. Tenir compte de la justification du Bulletin : 14,5 cm × 19 cm. L'auteur devra indiquer l'emplacement des figures dans la marge de son manuscrit. Les légendes seront regroupées à la fin du texte sur un feuillet séparé.

Tirés à part : 50 tirés à part seront fournis gratuitement par article. Les auteurs peuvent éventuellement commander des tirés à part supplémentaires qui leur seront facturés directement par l'imprimeur.

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

Collection à périodicité irrégulière. Paraît depuis 1935. A partir de 1950, les Mémoires se subdivisent en quatre séries spécialisées : A, Zoologie ; B, Botanique ; C, Sciences de la Terre ; D, Sciences physico-chimique. (Format in-4°).

Dernières parutions dans la série C

T. 41 — Gaudant (Mireille). — Recherches sur l'anatomie et la systématique des Cténothrissiformes et des Pattersonichthyiformes (Poissons Téléostéens) du Cénomanien du Liban. 1978, 124 p., 57 fig., 10 pl. h.-t.

T. 42 — Lange-Badré (Brigitte). — Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Éocène supérieur à l'Oligocène supérieur. 1979, 249 p., 32 fig., 48 gr., 30 pl. h.-t.

T. 43 — Recherches océanographiques dans l'Océan Indien. (Entretiens du Muséum, Paris, 20-22 juin 1977.) 1979, 253 p., fig., pl.

T. 44 — Gayet (Mireille). — Contribution à l'étude anatomique et systématique des Poissons Cénomaniens du Liban anciennement placés dans les Acanthoptérygiens. 1980, 151 p., fig., 29 pl.

T. 45 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Bivalves du Redonien (Pliocène atlantique de France). Signification stratigraphique et paléobiogéographique. 1981, 175 p., fig., 16 pl.

T. 46 — Fröhlich (François). — Les silicates dans l'environnement pélagique de l'océan Indien au Cénozoïque. 1981, 208 p., fig., pl.

T. 47 — Loreau (Jean-Paul). — Sédiments argonitiques et leur genèse. 1982, 314 p., fig., pl.

T. 48 — Lauriat-Rage (Agnès). — Les Astaridae (Bivalvia) du Redonien (Pliocène atlantique de France). Systématique, biostratigraphie, biogéographie. 1982, 118 p., fig., 16 pl.

T. 49 — Colloque sur le Turonien. (Entretiens du Muséum, Paris, 26-27 octobre 1981.) 1982, 240 p., 61 fig., 8 tabl., 4 pl.

T. 50 — Rouchy (Jean-Marie). — La genèse des évaporites messiniennes de Méditerranée. 1982, 267 p. 72 fig., 18 pl.

T. 51. — Gayet (Mireille). — *Ramallichthys* Gayet du Cénomanien inférieur marin de Ramallah (Judée). Une introduction aux relations phylogénétiques des Ostariophysi. 1986, 119 p., 53 fig.

T. 52 — Russell (D. E.) et Zhai Ren-Jie. — The paleogene of Asia : Mammals and stratigraphy. 1987, 490 p., 232 cartes, croquis et coupes stratigraphiques.

T. 53. — Russell (D. E.), Santoro (J. P.) et Sigogneau-Russell (D.). — Teeth revisited : Proceedings of the VIIth International Symposium on Dental Morphology. 1988, 470 p., tabl. et illustr.

Réimpression

T. 10. — Roger (J.). — Buffon, « Les Époques de la nature ». Édition critique. 1988, 495 p. (1ère édit., 1962).

Ouvrages disponibles au Service de vente des Publications du Muséum, 38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.